

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA RÉGÉNÉRATION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE (*POPULUS  
TREMULOÏDES* MICHX.) DANS UN CONTEXTE DE PERTURBATION  
OCCASIONNÉE PAR LA LIVRÉE DES FORÊTS (*MALACOSOMA DISSTRIA*  
HBN.) ET D'ENVAHISSEMENT PAR L'AULNE RUGUEUX (*ALNUS RUGOSA*  
(DUROI) SPRENGEL)

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
GUILLAUME PERRETTE

FÉVRIER 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est présenté sous la forme d'un article scientifique rédigé en anglais et intitulé : «Site factors contribute to aspen decline and stand vulnerability following a forest tent caterpillar outbreak in the Canadian Clay Belt». La version soumise à la revue *Forest Ecology and Management* est celle du 4 février 2014.

L'ensemble du travail de ce mémoire de maîtrise est le fruit de quatre années successives de collectes de données sur le terrain avec plus 35 000 drageons de peuplier recensés. Le dispositif expérimental qui a servi pour tester les hypothèses de dominance apicale, de compétition avec l'aulne, et d'influence de la surface terrière en tiges vivantes de peuplier sur la densité de drageons a été à l'origine pensé par le D<sup>r</sup> Lorenzetti et mis en place sur le terrain par le D<sup>r</sup> Moulinier en 2009. Les deux premières années de collecte des données ont été réalisées par le D<sup>r</sup> Moulinier tandis que les deux suivantes ont été réalisées par mes propres soins. Le dispositif expérimental qui a servi pour tester les hypothèses de drainage du sol, d'interaction avec l'aulne et de stocking en tiges libres de croître a été pensé et mis en place par moi-même. Il s'agit là de mon apport original à cette étude. La lecture des cernes annuels de croissance pour le volet dendrochronologique a été effectuée par le D<sup>r</sup> Mérian. L'analyse de l'ensemble des quatre années de données, la réalisation des figures et la rédaction de l'article ont été effectuées par mes propres soins sous la supervision du D<sup>r</sup> Lorenzetti. Les D<sup>r</sup> Moulinier et Bergeron, co-auteurs de l'article, ont révisé le manuscrit avant d'être soumis à la revue scientifique.

Cette étude n'aurait pas été possible sans l'appui financier de la Chaire CRSNG/UQAT/UQAM en Aménagement forestier durable et de MITACS Accélération, d'une subvention du Programme Stratégique du CRSNG (Y. Bergeron et collaborateurs), et des soutiens financier et logistique du partenaire industriel Norbord Inc.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement mon directeur de maîtrise le D<sup>r</sup> François Lorenzetti pour toutes les connaissances, l'aide, et les conseils qu'il a fournis à diverses étapes de ce projet ainsi que pour toutes les discussions que nous avons eu, dès fois tard le soir, qui m'ont ouvert d'autant plus sur le monde scientifique. J'espère très sincèrement que d'autres étudiants comme moi auront la chance de pouvoir croiser son chemin. Je tiens également à remercier mon autre directeur le D<sup>r</sup> Yves Bergeron d'avoir toujours répondu présent et rapidement à toutes les diverses questions qui lui étaient posées. Merci également au D<sup>r</sup> Julien Moulinier pour sa contribution au projet lors de la mise en place du dispositif expérimental. Des remerciements particuliers vont à Claude Lebel, Frédéric Bédard, Dominique Lévesque, Martin Beaudoin et Félix Guay de Norbord Inc. Industrie pour l'ensemble de leurs soutiens techniques, professionnels, mais aussi pour leurs recommandations tout au long de ce projet. Merci à Danielle Charron et Marie-Hélène Longpré pour toute l'aide logistique apportée sur le terrain, mais également à tous mes assistants de terrain Hubert Labissonnière, Éric Larose, et Gaston Picoulet, pour leur pugnacité. Je tiens à remercier l'expertise, les conseils et l'exécution des travaux du D<sup>r</sup> Pierre Mérian et de Régis Pouliot respectivement sur les aspects dendrochronologiques et SIG de cette étude. Je remercie également le D<sup>r</sup> David Paré pour ses judicieux conseils concernant les aspects du sol et les D<sup>r</sup> Alain Leduc, Annie Desrochers et Brian Harvey pour leurs précieux commentaires et suggestions sur cette étude. Un grand merci à toute l'équipe de l'Institut des Sciences de la Forêt tempérée (ISFORT) pour toute la générosité et la gentillesse qu'elle a pu me prodiguer tout au long de ces deux années. Finalement mon dernier et plus précieux remerciement est envers ma compagne Claire Somers qui m'a soutenue et encouragée comme personne n'aurait pu le faire.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	ii
LISTES DES FIGURES .....	vi
LISTES DES TABLEAUX .....	viii
RÉSUMÉ .....	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
CHAPITRE I	
SITE FACTORS CONTRIBUTE TO ASPEN DECLINE AND STAND VULNERABILITY FOLLOWING A FOREST TENT CATERPILLAR OUTBREAK IN THE CANADIAN CLAY BELT .....	14
1.1 Abstract .....	15
1.2 Introduction .....	16
1.3 Material and methods .....	19
1.3.1 Study site .....	19
1.3.2 Experimental design and silvicultural treatments .....	20
1.3.3 Data collection .....	21
1.3.3.1 Aspen sucker and alder inventories .....	21
1.3.3.2 Soil and foliar measurements .....	22
1.3.3.3 Tree-ring data and analyses .....	24
1.3.4 Statistical analyses .....	25
1.4 Results .....	26
1.4.1 Aspen regeneration after silvicultural treatments .....	27
1.4.2 Aspen sucker cohort establishment and survivorship dynamics .....	27
1.4.3 Alder density and height before and after silvicultural treatments .....	28
1.4.4 Aspen sucker stocking and vigor .....	29
1.4.5 Relationships between aspen foliar and HL chemistries .....	30
1.4.6 Relationships between water table depth, HL thickness and ALBA .....	31
1.4.7 Divergence in growth of aspen trees in relation to ALBA .....	31

1.5 Discussion .....	32
1.5.1 Reinitiating aspen stands after disturbances by the forest tent caterpillar .....	32
1.5.2 A wider perspective on the forest tent caterpillar-aspen system in the Clay Belt .....	36
1.6 Conclusion .....	38
1.7 Acknowledgements .....	38
1.8 Literature cited .....	40
1.9 Figures .....	48
1.10 Tables .....	55
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	59
ANNEXE A	
PHOTOS PRISES SUR LE SITE D'ÉTUDE .....	63
BIBLIOGRAPHIE .....	69

## LISTES DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Map of the study area and distribution of plots within the study site. The forest road shown on this map was established in 2009, one year before treatments began for this study.....	48
1.2	Aspen sucker densities (a) after winter (HPS W) and early summer (HPS S) harvests in 2010, (b) after harvest (HPS W and HPS S) and alder removal (HPS W+AR and HPS S+AR) in 2011 and (c) in 2012, in relation to the aspen live basal area (ALBA) measured in 2009. Variations in ALBA are due to aspen mortality following a forest tent caterpillar outbreak during the years 2000-2002 at the study site. In 2010, ANCOVA analysis yielded significantly different predicted curves for HPS W (full grey line), HPS S (dashed grey line) and control (dotted black line) plots. In 2011 and 2012, ANCOVA analyses indicated that aspen sucker densities were similar in all treatments (full black line) but different from controls. Prior to ANCOVAs, data were transformed using Box-Cox transformations with the following parameter values: (a) $\lambda = 0.2$ , $\alpha = 3.406\text{E-}4$ , (b) $\lambda = 0.4$ , $\alpha = 1.605\text{E-}3$ , and (c) $\lambda = 0.4$ , $\alpha = 2.335\text{E-}3$ . Legend for (c) same as in (b) .....	49
1.3	Temporal dynamics of aspen sucker densities by cohort and by year, for plots with an ALBA $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , in each of the silvicultural treatments. The dark vertical lines in the bottom panel indicate when the alder removal treatment was applied .....	50
1.4	Temporal dynamics of mean alder density (stems $\text{ha}^{-1}$ ) for harvested plots, with or without alder removal (HPS, HPS+AR respectively), and below or above an ALBA of $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Note that there were no plots below an ALBA of $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in the HPS treatment. Error bars are $\pm \text{SD}$ .....	51



- 1.5 Mean ( $\pm$ SD) height (cm) after three growing seasons of (a) all aspen suckers and (b) free-growing suckers, by cohort and by treatment, in plots with an ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Differences between cohorts within treatments, based on paired t-tests with Bonferroni-correction criteria applied for significance level: \* and ns above bar pairs indicate significant and no significant differences, respectively. Differences between treatments within cohorts: different letters above bars indicate significant differences based on Tukey HSD post hoc tests ( $p > 0.05$ ). The black dashed lines in (a) and (b) are mean height (cm) of alder in the same year in plots with or without alder removal (HPS, HPS+AR respectively). Note that there is no bar for the free-growing 2011 cohort in HPS W plots since only one stem was counted ..... 52
- 1.6 Predicted curves of the relationships for humus layer (HL) thickness ( $F_{1,68} = 116.24$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.63$ ) and water table depth ( $F_{1,39} = 53.70$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.58$ ), measured in the third growing season, with ALBA in pooled treated and control plots. Plot-level alder densities prior to harvest are overlaid (filled and open circles: clay and clay loam, respectively; mineral soil texture determined by the feel method). A piecewise regression indicated a breaking point at  $11.1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  in the relationship between alder density and ALBA ( $F_{4,66} = 5.20$ ,  $p = 0.001$ ,  $R^2 = 0.58$ ; grey shaded areas: 95% confidence intervals)..... 53
- 1.7 Growth of residual aspen trees: (a) number of plots, (b) tree-level annual basal area increment and (c) the proportion of plots with white rings indicative of severe forest tent caterpillar defoliation. The dark lines in (a) and (b) are for plots with ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , whereas grey lines are for plots with ALBA  $<11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . The shaded areas in (b) are the 95% confidence intervals..... 54



## LISTES DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Results of ANCOVA analyses comparing aspen sucker densities between (a) plots allocated to silvicultural treatments and to control prior harvest, between (b) HPS W, HPS S and control plots in the first growing season after harvest, and between (c, d) HPS W, HPS S, HPS W+AR, HPS S+AR and control plots in the second and third growing seasons, with aspen live basal area (ALBA) as a covariate. Data were transformed using Box-Cox transformations prior to analyses. Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold .....	55
1.2 ALBA adjusted aspen sucker mean densities (stems ha <sup>-1</sup> ) calculated from ANCOVA. Results were backtransformed from Box-Cox transformations. Values within each year with similar letters are not significantly different based on Tukey HSD post hoc tests ( $p < 0.05$ ) .....	56
1.3 Mean stocking, height, diameter at collar, and H/D ratio of free-growing aspen suckers in treated plots with an ALBA >11 m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> in the third growing season. Standard errors of means are presented in parentheses. Values with similar letters in the same column are not significantly different based on Tukey's HSD post hoc tests ( $p < 0.05$ ) .....	57
1.4 Correlation matrix of soil characteristics, soil nutrients (samples collected in the humus layer between 5 and 10 cm of depth), and leaf variables of free-growing aspen suckers (samples collected from all treatments and covering the ALBA range).....	58

## RÉSUMÉ

Suite à la récente épidémie de la livrée des forêts (LDF) dans la ceinture d'argile canadienne, plusieurs peuplements de peuplier faux-tremble qui ont exprimé des niveaux de mortalité variables ne se régénéraient pas et ont été envahis par l'aulne rugueux. La présente étude avait pour objectifs d'identifier les causes du dépérissement du peuplier et de l'inhibition du drageonnement, et d'évaluer l'efficacité de différents traitements sylvicoles pour remettre les sites en production avec un niveau élevé de stocking. En 2009, 84 placettes ont été établies dans un massif de peupleraies dégradées à des niveaux variables mais dont le couvert forestier était fermé avant la dernière épidémie de la LDF. Ces placettes ont été réparties selon un gradient de mortalité, basé sur les surfaces terrières résiduelles en tiges de peuplier vivantes (STPV). Les traitements comprenaient des coupes du peuplier en hiver et en début d'été 2010, avec ou sans élimination de l'aulne à l'hiver 2011. Les résultats indiquent que la suppression de l'aulne n'est pas nécessaire pour régénérer les peuplements, que la dominance apicale exercée par les tiges résiduelles a joué un rôle important dans l'inhibition du drageonnement, mais que la STPV a été le principal facteur qui faisait augmenter les densités de drageons, ce qui suggère que le système racinaire a été affecté dans les peuplements les plus dégradés. Un seuil de  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  de STPV a été mis en évidence au-dessus duquel les peuplements peuvent être régénérés. En dessous de ce seuil, le drageonnement est trop faible pour remettre en production les peuplements. En outre, cette étude est la première à montrer une relation positive forte entre la mortalité du peuplier, l'épaisseur de la couche d'humus et la hauteur de la nappe phréatique. Le peuplier a été plus vulnérable à la défoliation par la LDF sur les sites qui combinent une haute nappe phréatique et une épaisse couche d'humus. Parce que l'accroissement en surface terrière des tiges résiduelles a été plus faible sur ces sites depuis les années 1950, le dépérissement du peuplier suite à la dernière épidémie de la LDF semble être le symptôme d'un lent processus de déclin du peuplier. Du point de vue de l'aménagement forestier, il est suggéré de convertir ces sites dégradés en peuplements de conifères.

Mots clés: déclin du peuplier, dominance apicale, régénération du peuplier, aulne, couche d'humus, matière organique, nappe phréatique.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Des épidémies d'insectes récurrentes: la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.)**

La livrée des forêts est l'insecte phytophage indigène le plus répandu dans les forêts feuillues et mixtes de l'Amérique du Nord (Stehr et Cook, 1968). Le peuplier faux-tremble est l'hôte le plus attaqué dû à la large distribution de cette essence forestière en Amérique du Nord. Au Québec et en Ontario, les épidémies de la livrée des forêts sont caractérisées par des épisodes cycliques à intervalles moyens de 9 à 13 ans (Cooke et Lorenzetti, 2006) qui durent de 1 à 8 ans (Cooke et al., 2009). Au Québec, les épidémies de la livrée des forêts sont surtout connues pour affecter les mêmes secteurs, i.e., l'Abitibi-Témiscamingue, les Cantons de l'Est, la Beauce, et le Saguenay (Boulet et Lorenzetti, 2013). Les attaques de la part de la livrée des forêts sont souvent reconnues comme étant un facteur de réduction de la croissance (Barter et Cameron, 1955; Froelich et al., 1955; Duncan et Hudson, 1958; Pollard, 1972; Witter, 1979) ou un facteur secondaire de mortalité chez le peuplier faux-tremble (Hogg et al., 2002). Bien que des études récentes aient vérifié l'hypothèse de Churchill et al. (1964) qui suggère que la mortalité des peupliers faux-tremble peut être aussi associée avec la durée et l'intensité des défoliations par la livrée des forêts (Man et Rice, 2010; Moulinier et al., 2011; Reinikainen et al., 2012), la diversité des impacts de la livrée des forêts sur le peuplier faux-tremble et des peupleraies demeure encore mal connue.

### **Une régénération problématique du peuplier faux-tremble suite au passage de la livrée des forêts**

La dernière épidémie de la livrée des forêts en Abitibi-Témiscamingue s'est déroulée de 1998 à 2003 (Bordeleau et Morneau, 2003). L'étendue, la durée, et l'intensité de



cette épidémie n'avaient pas été observées dans la région depuis les années 1950 (Cooke et Lorenzetti, 2006). Cette épidémie a causé une mortalité variable du peuplier faux-tremble et a occasionné la formation de nombreuses trouées (Moulinier et al., 2011). Les résultats de Moulinier et al. (2011) montrent que le taux d'ouverture du couvert est passé de 12,3 % (avec une surface moyenne des trouées de 7,2 m<sup>2</sup>) en l'absence de défoliation à 43,7 % (87,5 m<sup>2</sup>) suite à trois années de défoliations modérées à sévères. Bien que l'on sache qu'une baisse de la productivité de la forêt est observée après chaque épidémie (Bergeron et Charron, 1994), de nouvelles problématiques sont apparues lors de cette dernière épidémie de livrées des forêts en Abitibi-Témiscamingue.

Moulinier et al. (2011) ont observé sur leur terrain d'étude, localisé dans la région de l'Abitibi (48°N - 48°50'N; 77°40'W - 79°15'W), que cinq ans après le dernier passage de la livrée des forêts, la densité de drageons était comprise entre 1 000 et 3 000 par hectare selon la taille de la trouée. De nombreuses études ont rapporté que la densité de drageon de peuplier faux-tremble pouvait varier de 28 000 à 120 000 tiges par hectare une à deux années suivant une perturbation telles que le feu (Brown et Debyle, 1987; Wang, 2003) ou que les coupes totales ou partielles (Brais et al., 2004; Gradowski et al., 2010). Dans ce contexte, la faible densité de la régénération suite à une épidémie de la livrée n'est pas une situation que l'on pouvait normalement anticiper.

Dans l'important massif de peuplier faux-tremble de l'unité d'aménagement forestier 086-52 (UAF 86-52), situé dans le Nord-du-Québec et localisé au sud-ouest de Matagami, plusieurs peuplements sont dans un état de dégradation avancé suite à la dernière épidémie de la livrée des forêts. Par conséquent, le Ministère des Ressources naturelles du Québec a consenti à un plan de récupération qui est en cours depuis 2009 (Chabot, 2009). Dans les peuplements de ce massif où les arbres ont un âge d'environ 90 ans et où les défoliations par la livrée ont été consécutives sur 3 ans (J.

Moulinier, comm. pers.), le drageonnement est encore plus faible que ce qui est rapporté par Moulinier et al. (2011) dans les trouées des peuplements purs âgés d'une cinquantaine d'année. En effet, une moyenne de 19 drageons à l'hectare fut recensée en 2009 dans ce massif (Bédard et al., 2011). La régénération des peupliers dans ce peuplement est pour ainsi dire quasi absente, et donc, problématique. Cette problématique est rendue d'autant plus complexe que ce même massif a été envahi par un sous couvert arbustif d'aulne rugueux (*Alnus rugosa* (DuRoi) Sprengel.).

### **Remise en production du peuplier faux-tremble sur l'UAF 86-52 suite à la dernière épidémie de la livrée**

Devant cet état de fait et avec l'objectif de développer des recommandations de traitements pour la remise en production des peuplements de peuplier faux-tremble et de comprendre les facteurs plus généraux qui empêchent la régénération du peuplier par rapport aux épidémies de la livrée des forêts, l'équipe du Dr. Lorenzetti a mis en place un dispositif expérimental en 2009. Dans un premier temps, le but était de vérifier si l'inhibition du drageonnement n'était pas due au maintien de la dominance apicale exercée par les tiges résiduelles encore vivantes (Schier, 1975; Schier et al., 1985). Par conséquent une coupe totale des tiges résiduelles a été réalisée pour court-circuiter la dominance apicale.

Cependant, en fonction du profil saisonnier de la production d'auxine, une coupure prématurée d'été au cours de l'expansion foliaire empêcherait que la dominance apicale soit contournée puisque les hormones inhibitrices ont atteint un maximum (Schier, 1975; Schier et al., 1985). Un phénomène similaire pourrait expliquer l'absence de drageons observée pendant la défoliation printanière associée à la livrée. Ainsi une coupe d'hiver, au moment où l'activité hormonale est nulle (Schier, 1973; Schier et al., 1985), permettrait d'éviter que la dominance apicale s'exerce (Schier et al., 1985; Weber, 1990).

Les densités de drageons dans les peuplements de peupliers mixtes ou purs après coupe totale sont connues pour être semblables pour une même surface terrière avant coupe (Schier et al., 1985; Perala, 1990; Gradowski et al., 2010). Une élimination complète des tiges résiduelles dans les peuplements dégradés qui avaient une surface terrière homogène avant une épidémie de la LDF pourrait vérifier si la réponse de drageons de tremble est indépendante ou liée positivement à la surface terrière résiduelle, et donc faire la lumière sur la capacité de résilience du peuplement. Par conséquent, la coupe totale des tiges résiduelles selon la saison a été réalisée sur des peuplements de surfaces terrières résiduelles différentes.

Les résultats de la première année après coupe de ce projet indiquent que le drageonnement demeure toujours pratiquement absent dans les placettes témoins et confirment que la coupe d'hiver génère plus de drageonnement qu'une coupe d'été. En effet, pour une même surface terrière résiduelle avant coupe, celle d'hiver produit environ deux fois plus de drageons que celle d'été. Les résultats confirment également que plus la surface terrière en tremble avant coupe est importante, plus la densité de drageons après coupe est élevée. Schier et al. (1985), Navratil (1991) et Frey et al. (2003) présumant que cette différence de drageonnement peut être reliée au fait que les peuplements de faible surface terrière résiduelle ont une proportion de racines vivantes plus faible que les peuplements de forte surface terrière résiduelle. Néanmoins, la problématique de la différence de surface terrière après le passage de la livrée demeure pérenne, de nouveaux facteurs sont apparus. En effet, de fortes densités de drageons ont été retrouvées en présence de faible densité d'aulnes tandis que des faibles densités de drageons se sont établies en présence de forte densité d'aulnes. Le passage de la livrée a provoqué des niveaux de dégradation variable sur un peuplement dont les surfaces terrières étaient auparavant uniformes, d'où le potentiel inégal de drageonnement à travers les placettes. Le peuplier faux-tremble est connu pour ne tolérer que faiblement les sols mal drainés et les sols saturés en eau (Peterson et Peterson, 1992), ou encore avec une épaisseur de matière organique



supérieure à 30 cm (Laquerre, 2007). L'aulne, au contraire, préfère particulièrement les stations humides avec un drainage pauvre (Harvey et Bergeron, 1989) et où l'épaisseur de matière organique est supérieure à 30 cm (Laquerre, 2007). Ainsi, le plus faible drageonnement du peuplier faux-tremble dans les stations fortement envahies par l'aulne pourrait être associé aux conditions stationnelles. C'est pourquoi, en premier lieu, l'étude va déterminer s'il y a bien un lien entre le faible drageonnement, la faible surface terrière résiduelle, la hauteur de la nappe et l'épaisseur de la matière organique. Il est supposé que dans les zones fortement dégradées, l'affleurement de la nappe entraînerait une asphyxie au niveau racinaire occasionnant une forte mortalité du système qui expliquerait la faible densité de drageonnement du peuplier et la présence d'une forte densité d'aulne.

### **Mais qu'en est-il de la problématique de l'envahissement de l'aulne sur le drageonnement du peuplier faux-tremble?**

Les peuplements dégradés suite aux défoliations par la livrée montrent une constante en Abitibi-Témiscamingue, le sous-couvert est envahi par l'érable à épi (*Acer spicatum* Lam.), le noisetier (*Corylus Cornuta* Marsh.) ou l'aulne rugueux, selon le statut hydrique du peuplement (Chouinard et Lorenzetti, 2006).

L'emprise vigoureuse et à caractère envahissant d'une strate arbustive dans un peuplement forestier débute lorsque le sous-couvert est exposé à de fortes conditions de disponibilité de la lumière (Bell, 1991). L'envahissement du sous couvert n'est pas un phénomène nouveau dans les peupleraies de l'est du Canada (Perala, 1990). Le processus est généralement associé à l'approche du seuil de la sénescence, i.e., le peuplement s'ouvre, les arbres âgés ne croissent pas assez rapidement pour refermer le couvert, et la strate arbustive augmente en importance nuisant ainsi à l'établissement des drageons de tremble (Schier et Campbell, 1980). Il est possible que les défoliations répétées sur plusieurs années consécutives facilitent l'emprise

vigoureuse de la strate arbustive et génèrent ainsi la même problématique pour l'établissement des dragons dans les peuplements plus jeunes.

### **État des connaissances**

Le peuplier faux-tremble est l'espèce d'arbre la plus répandue en Amérique du Nord (Perala, 1990). Au Canada, son aire de répartition s'étend de Terre-Neuve et Labrador jusqu'au Yukon et à la Colombie Britannique (Wang, 2003). Bien qu'il puisse pousser sur une grande variété de sol (Perala, 1990), le peuplier faux-tremble est reconnu au Québec pour s'établir et se propager sur des dépôts de texture fine (Brumelis et Carleton, 1988; Harvey et Bergeron, 1989; Grondin et al., 2003) et plus particulièrement, sur des dépôts d'argile mésique et d'argile subhydrique (Harvey et al., 1985; Grondin et al., 2003). Les argiles mésiques sont cependant plus sujettes au développement du peuplier faux-tremble (Laquerre et al., 2009). Selon Laquerre (2007), « dans les forêts d'épinette noire de la ceinture d'argile du Nord-Ouest du Québec, le peuplier faux-tremble se rencontre avant tout sur des sites où l'épaisseur de la matière organique est inférieure à 30cm ».

Le drainage du sol est aussi important pour le peuplier faux-tremble car il affectionne plus particulièrement les terrains bien drainés (Brumelis et Carleton, 1988) où l'humidité du sol est constante (Perala, 1990). Néanmoins, bien que le peuplier faux-tremble est une espèce qui consomme beaucoup d'eau par le biais de la transpiration, ce qui nécessite un approvisionnement adéquat en eau dans le sol pour la croissance (Davidson et al., 1988), il ne tolère que faiblement les sols mal drainés et les sols saturés en eau (Peterson et Peterson, 1992). Une nappe phréatique constamment peu profonde, i.e., à moins de 60 cm de la surface, limite la croissance du peuplier faux-tremble (Fralish, 1972; Perala, 1977, 1990).

Suite à une perturbation qui occasionne la suppression des tiges vivantes et par conséquent l'arrêt de la dominance apicale, le peuplier régénère généralement par drageonnement (Frey et al., 2003). La majorité des drageons de peuplier faux-tremble prennent position sur des racines latérales qui se situent entre 5 et 20 cm de profondeur par rapport à la surface du sol (Strong et La Roi, 1983). Le drageonnement est plus abondant sur les racines dont le diamètre est inférieur à 2 cm (DesRochers et Lieffers, 2001). La plus grande densité de drageons est obtenue un an (Frey et al., 2003) ou deux ans (Schier et al., 1985) après à une perturbation (feux, coupe totale ou partielle) pour ensuite décroître rapidement durant les huit années qui suivent (Navratil, 1991). Selon la revue bibliographique de Navratil (1991), 20 ans après perturbation (feux, coupe totale ou partielle), la densité de peuplier faux-tremble variait de 2 500 à 23 000 tiges par hectare.

### **Facteurs affectant l'initiation des drageons de peuplier faux-tremble**

La surface terrière avant coupe ainsi que la saison de coupe sont d'importants facteurs dans le processus de la dominance apicale, et sont donc importants à considérer pour la remise en production des peuplements de peuplier-faux tremble dégradés par la livrée des forêts dans l'UAF 86-52 (cette étude). Frey et al. (2003) suggèrent que des facteurs exogènes sont également impliqués dans l'initiation des drageons.

L'humidité dans le sol est un important facteur qui influence le drageonnement (Frey et al., 2003). Des conditions excessives d'humidité du sol au moment du drageonnement peuvent avoir un impact sur l'initiation des drageons (Peterson et Peterson, 1992; Frey et al., 2003). Bates et al. (1990) ont observé une faible quantité de drageons sur des sites où l'humidité était excessive en début d'été en raison d'un drainage déficient et d'une nappe phréatique haute. Crouch (1986) a observé également une absence de régénération sur des sites où la nappe phréatique avait été rehaussée à la fois par l'arrêt de la transpiration suite à la coupe totale des peupliers et

par de fortes précipitations. Selon Perala (1977), une coupe totale des peupliers sur des sols humides peut engendrer une augmentation de la nappe phréatique de 8 à 12 cm durant la première année. Frey et al. (2003) ont suggéré que l'échec de l'initiation des drageons de peupliers faux-tremble sur des sites humides est causé par la faible oxygénation présente dans le sol.

La capacité du peuplier faux-tremble à se régénérer est aussi influencée par l'épaisseur de la matière organique du sol (Lavertu et al., 1994). Selon Navratil (1996), la température dans le sol en forêt boréale est négativement influencée par l'épaisseur de la matière organique ce qui a pour conséquence d'inhiber le drageonnement.

#### **Facteurs affectant l'initiation et la croissance des drageons de peuplier faux-tremble**

Frey et al. (2003) suggèrent que plusieurs facteurs endogènes et exogènes sont à l'origine de l'élongation de la tige suite à l'initiation du bourgeon. La température joue un rôle important pour le développement des jeunes drageons (Frey et al., 2003). De faibles températures provoquent une réduction de la croissance pour les nouveaux drageons formés (Landhäusser et Lieffers, 1998). Landhäusser et Lieffers (1998) ont montré que l'épaisse litière isolante du *Calamagrostis canadensis* Michx. entraîne des conditions de températures très faibles au sol.

La compétition avec d'autres espèces est souvent reconnue pour être un facteur réducteur de croissance pour les drageons (Landhäusser et Lieffers, 1998; Frey et al., 2003). Frey et al. (2003) suggèrent que cette diminution de croissance est en partie attribuable à la compétition qui est exercée sur les ressources nutritives présentes dans le sol. La compétition avec d'autres espèces engendre une diminution de la production de drageons (Mundell et al., 2007). Mundell et al. (2007) ont montré que



la densité moyenne à l'hectare de drageons de peuplier un an après coupe était un tiers plus élevée dans des peuplements où résidait une faible densité de noisetier (<5 000 tiges par hectare) par rapport à une forte densité de noisetier (>450 000 tiges par hectare). La surface racinaire du peuplier faux-tremble qui se situe entre 0 et 10 cm de la surface du sol est significativement plus faible dans les peuplements avec une forte densité de noisetier (Mundell et al., 2007).

### **L'aulne rugueux: un compétiteur systématique pour le peuplier faux-tremble?**

L'aulne rugueux est un arbuste qui aime plus particulièrement les stations humides (Farrar, 1996) avec un drainage pauvre (Harvey et Bergeron, 1989). Il se développe très bien sur des dépôts lacustres et organiques avec une couche de matière organique qui peut varier de 6 cm à 58 cm d'épaisseur (Harvey et Bergeron, 1989). L'aulne possède une capacité de croissance très rapide suite à une coupe de l'étage supérieur d'un peuplement (Vincent, 1964). Il présente une forte capacité à drageonner sur ses racines horizontales (Huenneke, 1987), mais aussi à même la tige (Vincent, 1964). Dans les sols où la nappe phréatique est élevée, les racines de l'aulne et celles des autres espèces se confinent majoritairement à la même profondeur (Hurd et al., 2001). Les racines de l'aulne possèdent des nodules racinaires capables de fixer l'azote de l'air (Bousquet et al., 1988). Les racines se situent dans les 10 premiers centimètres de l'horizon organique lorsque les sols sont argileux (Younger et Kapustka, 1983). Vincent (1964) a observé dans des tourbières de la ceinture d'argile situées au nord de l'Ontario une reproduction supérieure de l'épinette noire et du sapin baumier en périphérie d'aulnaie. Cet auteur a attribué cette meilleure reproduction à un taux d'approvisionnement plus élevé en azote dû à la fixation de l'azote par l'aulne. Bhatti et al. (1998) ont aussi démontré dans des peuplements d'épinette noire que la concentration en azote contenue dans les radicelles était le double en présence d'un sous-bois d'aulne ( $54 \text{ kg ha}^{-1}$ ) comparativement à des peuplements sans aulnes ( $20 \text{ kg}$

ha<sup>-1</sup>). Dans le nord du Wisconsin, Younger et Kapustka (1983) ont aussi trouvé qu'il existait une interaction positive entre les aulnes et les peupliers à travers les saisons avec un pic à la fin juin qui diminuait jusqu'au mois d'août lorsque les peuplements de peuplier sont en présence d'aulne. Dans cette étude, la concentration saisonnière en azote fixée et contenue dans les nodules de l'aulne variait de 5 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> dans des peuplements purs d'aulne à 1 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> dans des peuplements d'aulnes avec des peupliers faux-tremble (Younger et Kapustka, 1983). Ainsi la présence de nodules racinaires capables de fixer l'azote sur les racines de l'aulne laisse suggérer que le peuplier faux-tremble pourrait profiter de l'apport en azote fixé par l'aulne pour son développement.

L'aulne est aussi connu pour ses feuilles épaisses (Farrar, 1996) et pour une forme caractéristique dense qui présente un degré élevé d'homogénéité (Tilton et Bernard, 1975). La forme dense des peuplements d'aulne est considérée par les forestiers comme une jungle (Vincent, 1964). L'aulne rugueux atteint sa croissance maximale au bout d'une dizaine d'années (Vincent, 1964). Lorsque présent en grande quantité, il peut donc être considéré comme un écran solaire qui nuit à l'établissement des drageons de peuplier faux-tremble.

Man et Rice (2010) ont montré suite à une défoliation de la livrée des forêts dans des peuplements de peuplier en Ontario que la densité de la strate arbustive d'aulne rugueux avait augmenté très rapidement avec l'augmentation de la disponibilité en lumière. Maini et Horton (1966) ont souligné que l'augmentation de la densité du sous-couvert diminue les radiations solaires à la surface du sol, ce qui entraîne une diminution des températures dans le sol, ce qui aurait pour effet d'inhiber le drageonnement. En revanche, la présence d'aulne pourrait contribuer à enrichir le sol via la fixation d'azote atmosphérique, ce qui pourrait contribuer à la croissance des drageons qui sont néanmoins générés (Younger et Kapustka, 1983). C'est plutôt cet aspect qui sera étudié sur notre site. Ainsi, dans le massif UAF 86-52, la suppression



du sous couvert arbustif, composé essentiellement d'aulne rugueux, devrait surtout augmenter les ressources nutritives dans le sol qui sont essentielles pour le développement des drageons de peuplier faux-tremble (Frey et al., 2003).

Telle que pratiquée aujourd'hui en régime de protection des sols, la coupe totale du peuplier faux-tremble laisse largement en place la strate arbustive en limitant le passage de la machinerie sur le parterre de coupe. Dans le cas de l'étude, cette situation revient à diminuer l'effet bénéfique attendu de la coupe totale car elle prévient le réchauffement rapide du sol, réduisant le drageonnement comme tel, ou le succès d'établissement, selon que l'effet de la température soit direct ou indirect. En revanche, un passage de la machinerie sur tout le parterre de coupe afin de supprimer la strate arbustive composée d'aulne, en particulier au printemps ou à l'été, peut entraîner de la compaction, asphyxiant les racines, et diminuant ainsi la capacité de drageonnement (Fraser et al., 2004). Dans ce cas, un passage d'une lame montée sur un bulldozer en hiver sur des surfaces préalablement coupées lorsque les sols sont gelés devrait limiter la compaction et permettrait de mieux comprendre si la problématique de non régénération du peuplier est reliée ou non, directement ou indirectement, par l'envahissement de l'aulne rugueux.

### **Objectifs et hypothèses**

L'objectif général de cette étude est d'évaluer l'efficacité de différents travaux sylvicoles pour remettre en production les sites dégradés par une épidémie de la livrée des forêts et d'analyser la dynamique d'établissement du peuplier faux-tremble suite à ces travaux.

**L'objectif spécifique premier de cette étude est de vérifier si le faible drageonnement observé en relation avec des surfaces terrières faibles est associé au régime hydrique et à l'épaisseur de la matière organique.** La livrée des forêts a

occasionné des dégradations variables sur l'ensemble du massif UAF 86-52. La coupe des tiges résiduelles encore vivantes a permis d'observer dans ce massif une densité de drageonnement en fonction des surfaces terrières (Bédard et al., 2011). Or plus la surface terrière est faible plus la densité de biomasse racinaire est faible (Schier et al., 1985; Navratil, 1991; Frey et al., 2003). Laquerre (2007) a observé que l'enfeuillage du peuplier faux-tremble était plus faible sur des sites subhydriques ou hydriques et où l'épaisseur de la matière organique était épaisse. **Ce qui nous amène à tester l'hypothèse que la densité de régénération est plus faible dans les milieux où la nappe phréatique ainsi que l'épaisseur de la matière organique sont élevées.** Les résultats pourraient amener vers la conclusion que la surface terrière vivante suite à une épidémie de la livrée des forêts, associée à la hauteur de la nappe phréatique et à l'épaisseur de la matière organique, conditionnent le drageonnement du peuplier faux-tremble.

**Le second objectif spécifique est de vérifier si l'interaction de l'aulne avec les drageons de peuplier faux-tremble n'est que négative.** Les peuplements à faible surface terrière produisent peu de drageons (Schier et al., 1985), et dans le cas de l'étude, ils sont envahis par une forte densité d'aulne. Or, de façon générale, la présence d'espèces compétitrices inhibe et réduit la croissance des drageons (Frey et al., 2003; Landhäusser et Lieffers, 1998). Compte tenu qu'un enrichissement en azote peut être apporté par la présence d'aulne (Younger et Kapustka, 1983), **il est proposé comme seconde hypothèse que la présence de l'aulne inhibe l'initiation de la plupart des drageons de peuplier mais favorise la croissance des drageons qui sont néanmoins produits.**

**Enfin, le dernier objectif spécifique est de vérifier s'il est nécessaire de retirer l'aulne surtout un an après avoir coupé les peupliers afin de remettre en production les peuplements dégradés.** Compte tenu qu'une espèce compétitrice peut inhiber l'initiation des drageons de peuplier (Frey et al., 2003; Landhäusser et

Lieffers, 1998) mais qu'une espèce telle que l'aulne peut enrichir le sol en azote et ainsi favoriser la croissance du peuplier (Younger et Kapustka, 1983). **Il est suggéré comme dernière hypothèse, que le dégagement devrait enlever l'effet négatif de l'aulne sur l'initiation des drageons mais conserver l'effet positif fertilisant pour la croissance des drageons.**

## CHAPITRE I

# SITE FACTORS CONTRIBUTE TO ASPEN DECLINE AND STAND VULNERABILITY FOLLOWING A FOREST TENT CATERPILLAR OUTBREAK IN THE CANADIAN CLAY BELT

Guillaume Perrette, François Lorenzetti, Julien Moulinier et Yves Bergeron

## 1.1 Abstract

Following the recent forest tent caterpillar (FTC) outbreaks in the Canadian Clay Belt, several trembling aspen stands that have expressed variable mortality levels did not regenerate and were invaded by speckled alder. The present study has been initiated to identify the causes of aspen dieback and of suckering inhibition, and to test silvicultural treatments to reinitiate stands having high stocking levels. A total of 84 plots were established in 2009 along a gradient of tree mortality based on the residual aspen live basal area (ALBA) in stands that had a high crown closure prior to the last FTC outbreak. Treatments included winter and early summer harvest prior to the 2010 growing season, with or without alder removal in the winter of 2011. Results indicate that alder removal is not needed to regenerate the stands, that apical dominance of the residual trees played an important role in the inhibition of suckering but that ALBA was the main factor leading to higher sucker densities, suggesting that the root system was affected in the most degraded stands. A clear threshold of  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  ALBA has been evidenced above which stands can be regenerated. Below this threshold, suckering is too low to regenerate to productive stands. Moreover, this study is the first to show a strong and positive association between aspen mortality, humus layer thickness and water table height. Aspen was more vulnerable to FTC defoliation on sites combining a high water table and a thick humus layer. Because the basal area increment of residual trees has been lower since the 1950s on those sites, aspen dieback following the last FTC outbreak appears to be a symptom of a slower, long-term process of aspen decline. From a management viewpoint, it is suggested to convert these degraded sites to conifer stands.

## Keywords

Aspen dieback, apical dominance, aspen regeneration, alder, humus layer, organic matter, water table



## 1.2 Introduction .

Climate-induced forest decline is becoming prevalent worldwide (Allen et al., 2010). Trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.), the most widely distributed tree species in North America (Perala, 1990), recently exhibited evidence of widespread decline and of tree-and stand-level dieback (Frey et al., 2004; Michaelian et al., 2011; Anderegg et al., 2012; Worrall et al., 2013). The common view is that several predisposing and inciting factors initiated the decline and hastened the spread of dieback over millions of hectares (Wang et al., 2012). Drought, linked to climate change (Rehfeldt et al., 2009; Worrall et al., 2013), defoliation by insects (Cooke et al., 2009; Man and Rice, 2010; Moulinier et al., 2011), or both, acted in concert to cause widespread die-offs (Candau et al., 2002; Hogg et al., 2002).

Independent assessments have confirmed a strong link between aspen mortality and drought in western Canadian forests (Hogg et al., 2008; Steinkamp and Hickler, 2013). Aspen dieback in normally wetter areas of the eastern Canadian boreal biome such as the Clay Belt has also been extensive in the recent years. The Clay Belt of northeastern Ontario and northwestern Quebec, or the Northern Clay Section of the Boreal Forest Region of Canada (Rowe, 1972), is a 125 000 km<sup>2</sup> area of flat lowlands with surficial deposits resistant to drainage on which the development of organic soil is facilitated by the cold and wet climate (Lefort et al., 2002; Lavoie et al., 2005). Historically, the Clay Belt did not experience moisture limitation (Parker et al., 2012) and the increase in mean annual temperature over the last century has not led to increased summer drought severity (Girardin et al., 2004). Aspen dieback in Ontario's Clay Belt has been precisely mapped (Candau et al., 2002; Worrall et al., 2013) but not in Quebec. Candau et al. (2002) noted a significant drought event in 1998 for northeastern Ontario. However, in 1998 the concerned area was in the midst of a second wave of a Forest Tent Caterpillar (*Malacosoma disstria* Hbn.; FTC) outbreak, the initial wave having started in 1989 (Cooke et al., 2009). The highest



levels of aspen dieback, which extended over 500 000 ha, were observed precisely where the two waves of FTC defoliation occurred with little respite between them. Hence, it is a challenge to tease apart the respective effects of climate and of defoliation on aspen dieback. Quebec's Clay Belt did not experience such a double wave of FTC attack, but defoliation reached 1.45 million ha over the period 1999-2002 with about 40% of the area experiencing more than one year of moderate to severe defoliation (Charbonneau et al., 2012). Aspen dieback was observable throughout the area following this FTC outbreak (Chouinard and Lorenzetti, 2006).

Investigations in both Ontario's and Quebec's Clay Belt indicated that aspen stands that were vulnerable following FTC defoliation have the potential to recover through gap-phase replacement dynamics, even in the presence of a shrub layer, or to accelerate the transition to coniferous dominance (Man and Rice, 2010; Moulinier et al., 2011; 2013). Although those regenerated stands expressed resilience following FTC defoliation, there is an impact on annual allowable cut. There are extensive areas in Quebec's Clay Belt, however, where forest succession halted due to a lack of aspen suckering and, presumably, to the establishment of an aggressive shrub layer (Chabot, 2009). This observation is in sharp contrast with the ability of aspen to rapidly regenerate from suckers following disturbances such as fires (Brown and Debye, 1987; Wang, 2003) and partial- or clear-cuts (Brais et al., 2004; Gradowski et al., 2010). Aspen mortality in Quebec's Clay Belt has been shown to be a function of the number of years of moderate to severe FTC defoliation (Moulinier et al., 2011; 2013), with considerable variability when defoliation reaches three years in duration. This variability can be observed over a very small spatial scale, with aspen mortality spanning 0-100 %.

For this study, an area of 300 ha dominated by aspen where such variable mortality following the last FTC outbreak was present, characterized by very poor suckering and the presence of a dense layer of speckled alder (*Alnus rugosa* (DuRoi.)

Sprengel.), has been delimited in the northeastern portion of Quebec's Clay Belt. Because apical dominance is considered an important factor inhibiting aspen sucker initiation (Farmer, 1962; Schier, 1975; Schier et al., 1985; Frey et al., 2003), it was hypothesized that a winter-cut of the residual basal area of live trees would circumvent suckering inhibition since auxin are produced during leaf flush and diverted to roots (Schier et al., 1985; Weber, 1990). Hence, as a first objective of this study, winter- and early-summer cuts were practiced over a large range of aspen residual basal area to determine the magnitude of the apical dominance effect. It was also hypothesized, since the stands have been determined to have no signs of dieback prior to the last FTC outbreak, that the residual basal area would have little to no effect on the density of aspen suckers. An opposite result would suggest that the decline in the most degraded stands has also affected the root system and not only the aerial portion of the stands. As a second objective, the effect of alder on aspen suckers generated after cutting was studied by applying a winter removal treatment to both sections of winter- and early-summer cutovers. Other than suggesting that competition by shrubs has a negative impact on aspen suckers, the literature offers little quantitative assessments of these negative effects (*but* see Mundell et al., 2007). For this study, the density of both alder and aspen suckers was estimated prior to cutting and in the three growing seasons following cutting in all of the treatments. Moreover, stems of both species were classified into yearly cohorts and height classes. Stocking levels of aspen suckers free of intra- and interspecific competition has been determined. The height of those free-to-grow stems has been recorded and analyzed with respect to their cohort class and the height of outcompeted aspen suckers and alder. Free-to-grow aspen suckers nutritional status was also investigated in relation to soil nutrient concentrations.

A last, but not least, objective was to investigate site factors that may explain the variation in stand vulnerability to FTC defoliation in the first place. Given the propensity of soils in the Clay Belt to develop an organic layer, and the limited

distribution of aspen on sites with a thick humus layer (Laquerre et al., 2011; Gewehr et al., 2014), humus depth and water table height have been measured. Since humus development is a slow process, an analysis of aspen tree growth since stand establishment has been conducted to better understand the interaction between site factors and stand vulnerability to FTC defoliation on the Canadian Clay Belt.

### 1.3 Material and methods

#### 1.3.1 Study site

Located 95 km north of Amos, Quebec, Canada (Fig.1), the study area is at the transition between the balsam fir-white birch and the black spruce-feather moss bioclimatic domains (Saucier et al., 1998). Mean annual temperature is  $-0.7^{\circ}\text{C}$  and mean annual precipitation is 905.5 mm, including 313.8 cm of snow (Environment Canada, 2012). The area belongs to the Canadian Clay Belt which is a vast physiographic region formed of glacio-lacustrine deposits originating from the proglacial Ojibway Lake (Vincent and Hardy, 1977). Mature aspen stands that originated from fires in the 1910s and 1920s contemporaneously dominate the area (Bergeron et al., 2004). These aspen stands extend over 10 000 ha (Chabot, 2009). Following a FTC outbreak of large amplitude in the early 2000s (Charbonneau et al., 2012), the stands started to exhibit different stages of decline and to be invaded by speckled alder (Chouinard and Lorenzetti, 2006). In 2009, georeferenced forest inventory maps produced in the late 1990s were used to delimit a large contiguous area which was homogenous for aspen dominance and for high crown closure. Poorly drained areas were avoided. Using this information, it was possible to delineate an operational-scale study site 300 ha in size. The study site lies close to the eastern edge of the Harricana interlobar moraine (Allard, 1974; Fig. 1.1; *inset*). An analysis of pre-disturbance aerial photos (1995) further confirmed that there were no large gaps or groups of snags at the selected site prior to the last FTC outbreak.



### 1.3.2 Experimental design and silvicultural treatments

A post-disturbance LANDSAT satellite image (2005) of the study site was calibrated to define three classes of aspen decline: 0-33, >33-66 and >66-100%. The resulting map served two purposes. First, it helped in delineating areas to apply the different silvicultural treatments. Second, it served in 2009 to distribute evenly to each class of decline a total of 84 circular plots 20 m in radius ( $1\,256.6\text{ m}^2$ ). The true residual aspen live basal area (ALBA) in each plot was then measured on the ground with the aid of a prism (factor of  $2\text{ m}^2\text{ ha}^{-1}$ ). One measurement was taken at 10 m from the center in each of the cardinal directions and the four measurements were averaged to obtain the ALBA for the plot. The 84 plots covered a range of 0 to  $36.5\text{ m}^2\text{ ha}^{-1}$ . ALBA was thus considered as a planned covariable in this study.

Sections of the study site were harvested during the winter (February and March of 2010) to circumvent the buildup of apical dominance through hormonal control. The remaining of the study site was harvested starting at the onset of the northern summer (June to mid-July 2010) when aspen trees were developing their leaves and apical dominance is the greatest. Winter- and summer-cut areas each encompassed 27 plots covering the ALBA range. No heavy machinery was allowed within the experimental plots. Trees too deep into the plots to be reached with a harvester head were cut using a chain saw, felled towards the edges of the plots and removed using a cable. The passage of the machinery at the edges of the 20 m-radius plots respects the prescription of keeping skid trails at a minimum distance of 20 m of each other so as to minimise soil compaction on the cutover area. This prescription is referred to as harvest with protection of soils (HPS). Hence, hereafter, the winter- and early summer-cut treatments will be referred to as HPS W and HPS S, respectively.

Alder was cleared in the winter of 2011 (January to March) in sections of both the winter and summer cutovers to test the hypothesis that alder impeded aspen sucker initiation and growth. A bulldozer equipped with a sharp blade was run over the

frozen ground without disturbing the forest floor (*protocol modified from* MRNF, 2010). The treatment encompassed 18 plots covering the ALBA range in both the winter and summer cutovers, leaving 9 winter-cut and 9 summer-cut plots untouched. Plots in which the alder removal treatment (AR) was performed will be referred to as HPS W+AR and HPS S+AR.

Of the 30 remaining plots, also covering the ALBA range, 18 were uncut and left as controls and 12 were used to cut down individual trees for dendrochronological analysis (*see section 1.3.3.3*). It is to be noted that one HPS S+AR plot and one plot for dendrochronological analyses were destroyed during the alder removal operations due to a GPS malfunction. An additional plot (HPS S) was removed from analyses as it was considered an outlier due to data inconsistency with respect to many of the measured variables. Hence, 70 plots remained for statistical analyses and 11 plots for dendrochronological analyses.

### **1.3.3 Data collection**

#### **1.3.3.1 Aspen sucker and alder inventories**

Aspen suckers were counted in late summer in each of the 70 plots in 2009 (before harvest), as well as in late summer from 2010 to 2012 (after harvest). All suckers within the same north- and east-trending 1-m wide and 40-m long transects were counted. Each inventoried sucker was classified relative to the year of its establishment, i.e., 2010 or 2011, and to a height class (50 cm increments). The very few suckers established before 2009 counted after harvest were pooled with the 2010 cohort. No new suckers were established in 2012. Sucker density is hereafter reported on  $\text{ha}^{-1}$  basis. The stocking of  $>1.3$  m suckers was also estimated in the same year. The presence/absence of healthy (no apparent damage or pathogens present on stems or leaves, and no leaf chlorosis) was determined in three microplots 1.6 m in radius

and 5 m apart in each cardinal direction from plot centers i.e., twelve measurements per plot (*protocol modified from* MRNF, 2007). To be counted as a free-to-grow, a sucker needed to be free of competition in the top third of the stem. The height and diameter at collar of healthy free-growing suckers were measured and the year of establishment was noted.

Alder inventory was undertaken using a 1 x 1 m quadrat. The quadrat was randomly launched one time within each quarter of the inner 10 m radius area and two times within each quarter of the outer 10 m radius area of each plot. Alder density was thus estimated on 12 m<sup>2</sup> in each plot and was converted to ha<sup>-1</sup> for analyses. Alder density was determined by counting individual stems clearly arising directly out of the ground, whereas stems sprouting from one stump counted as one when they occurred. Each inventoried alder was classified relative to a height class (50 cm increments).

#### **1.3.3.2 Soil and foliar measurements**

Twenty-four harvested plots selected to cover the ALBA range, six in each of the four treatments (one HPS S plot was later declared an outlier) were selected to conduct soil and foliar measurements. In the early summer of the third growing season after harvest, three healthy free-growing aspen suckers in each of the four cardinal directions were selected in each plot. Investigations at the study site indicated that aspen suckers occurred consistently within a dark horizon and 5-10 cm below the surface of the forest floor. Thus, soil samples were collected at the same depth. Three bulk soil samples for chemical analyses were collected close to each selected sucker and all samples from a plot were pooled and mixed. The pooled samples were put on ice and brought to the lab to be air-dried and analyzed. A preliminary analysis of the samples based on the loss on ignition method (Heiri et al., 2001) indicated a range of 17-40% organic matter content. Based on the criterion by the Soil Classification Working Group (1998), 28% of the sampled plots had an organic horizon ( $\geq 30\%$



organic matter) whereas the remaining plots had a mineral horizon enriched with organic matter. Consequently, according to Green et al. (1993), these horizons are considered a humus layer. Thereafter, the layer located between the B mineral horizon and the litter will be referred to as the humus layer (HL). The HL samples were further analyzed for total carbon (%C), total nitrogen (%N), total sulfur (%S) and pH using the protocols of Laganière et al. (2010), and for soil ammonium (N-NH<sub>4</sub>) and soil nitrates (N-NO<sub>3</sub>) using the protocols of Bilodeau-Gauthier et al. (2011).

Because it was observed that HL thickness varied widely among plots, this variable was measured in all remaining plots at every 5 m from plot centers in each of the cardinal directions, i.e., twelve measurements per plot. Additionally, the texture of the B mineral horizon was determined in the field using the feel method (Thien, 1979), but no samples were taken for additional analyses. Field observations indicated that the water table was close to the forest floor where HL was thick. To quantify the relationship between HL thickness and water table depth, and to estimate correlation coefficients with chemical soil variables, four piezometers 1.2 m in length were installed 10 m from plot centers, one in each of the cardinal directions, in each plot for which chemical analyses were conducted. The piezometers were made of PVC tubes (25 mm  $\varnothing$ ) and inserted into the soil after a borehole was drilled using an auger. The space between the piezometers and the soil was filled with coarse sand and fine gravel. Measurements were collected at two different times: early September (when the water table is generally low) and mid-November (when the water table is generally high). At the time of each measurement, it did not rain 10-days prior. All piezometers were visited within two days during each measurement period. Measurements were then averaged for analysis.

To determine whether healthy free-growing aspen suckers differed in their nutritional status in relation to site variables (ALBA, HL thickness, HL chemical profiles and water table depth), leaf samples were collected at the same time HL was sampled.

Before the leaves were sampled, their chlorophyll content was estimated using a chlorophyll meter (SPAD 502, Spectrum Technologies, Aurora, IL, USA) following the protocol of Bonneville and Fyles (2006). Three leaves from three different branches were collected at the apex of each sucker and four chlorophyll measurements were taken on each leaf. These measurements are hereafter reported as SPAD. All SPAD leaves were collected and conserved on ice, brought to the lab and dried in a forced-air drier (35 °C/48h) prior to chemical analyses. The total carbon, nitrogen and sulfur contents of the foliar samples were determined using the same protocols for HL. Chlorophyll measurements were extended to all other treated plots to determine if the same range of values was observed at the scale of the study site. Collectively, the chlorophyll measurements made in all treated plots are thereafter referred to as SPADTOT.

#### **1.3.3.3 Tree-ring data and analyses**

Circular cross-sections were collected in 2012 at 30 cm above ground on the four largest live aspen trees found within the inner 10 m radius area of the 11 uncut plots left aside for dendrochronological analyses. Those plots covered most of the ALBA range, but to sample more of the lower ALBA range, cross-sections were also collected in four control plots. We note that when no live trees were present within plots in the low ALBA range, circular cross-sections were collected on snags from the largest trees that died during or after the last FTC outbreak. However, average growth over periods with low disturbance did not differ between live and dead trees (*results not shown*).

Cross-sections were air-dried and progressively polished with up to 600-grit sandpaper. Annual ring widths were measured on three radii per cross-section using a stereomicroscope (Leica MZ125) coupled to a Velmex numeric table with a precision of 10 microns. Individual ring-width series were cross-dated based on pointer years,

i.e. years in which 75% or more of the cross-dated trees had  $\geq 10\%$  narrower or wider rings than the previous year (Becker, 1989; Mérian and Lebourgeois, 2011). Absolute dating was checked using the COFECHA software (Grissino-Mayer, 2001). Ring width data were then used to calculate annual basal area increments. White rings indicative of severe caterpillar defoliations (Hogg et al., 2002) were dated. When one white ring was observed within at least one tree, the plot was determined as defoliated. Thus, the defoliation history of the study site is reported as the proportion of affected plots.

#### **1.3.4 Statistical analyses**

Unless otherwise indicated, statistical analyses were performed using the JMP software, version 10.0.0 (SAS Institute, Cary, NC, USA). Analysis of covariance (ANCOVA) was used with ALBA as a covariate on aspen sucker density data. Wilks and Brown-Forsythe tests were used to test normality and homoscedasticity assumptions, respectively. Data were transformed using the Box-Cox model (Box and Cox, 1964) when model residuals did not meet the assumptions of normality and homoscedasticity. Because zero values in aspen sucker counts occurred at the sub-plot level, a value of 1 was added to all counts. Interactions between treatments and ALBA in all ANCOVA models were first tested, and as they were found not significant, models were rerun without the interaction term. When the presented results are back-transformed values from Box-Cox transformations applied prior to analyses, it is stated explicitly. To examine treatment effects over time on the density of the 2010 and 2011 aspen sucker cohorts and on alder density, a multivariate analysis of variance (MANOVA) was performed. After it was determined by ANCOVA that water table and HL thickness data were not different among treatments, including the control plots, linear regressions were performed to model the relationships between those variables and the covariate ALBA. Concentrations of

HL and foliar contents were analyzed using a correlation matrix. Prior to correlation matrix analysis, ANCOVA were also performed with ALBA, water table depth, and HL thickness as covariates in order to confirm that there was no interaction between treatments and covariates. Difference in height, diameter and H/D ratio of healthy free-to-grow aspen suckers, and height of all aspen suckers and alder among treatment were determined using ANOVA analyses as no interaction between treatments, and no ALBA effect, occurred. Finally, differences in height between cohorts of outcompeted and free-to-grow aspen suckers within treatment were assessed by paired t-tests.

#### 1.4 Results

In 2009, prior to harvest, aspen sucker density was positively and significantly related to ALBA (Table 1.1) although their mean number throughout the ALBA range was low ( $146 \text{ stems ha}^{-1}$ ; Table 1.2). Suckers were present in 73% of the 70 experimental plots. However, 50% of the plots with no sucker present were below an ALBA of  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Using piecewise regression (NCSS, version 2004, Kaysville, Utah, USA), this threshold of  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  was also found to be significant ( $F_{4,66} = 206.5$ ,  $p < 0.0001$ ) in distinguishing two different relationships between alder densities and ALBA before harvest: below  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  alder density increased when ALBA decreased ( $F_{1,13} = 23.94$ ,  $p = 0.0003$ ,  $R^2 = 0.65$ ), and above  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  alder density was not related to ALBA ( $F_{1,53} = 1.61$ ,  $p = 0.2096$ ,  $R^2 = 0.03$ ). The threshold of  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  has also proved to be important in relation to site factors as it will be presented later.



### 1.4.1 Aspen regeneration after silvicultural treatments

In all years following harvest, ALBA had a significant positive effect on sucker density and treated plots had significantly higher sucker densities than control plots (Tables 1 and 2; Fig. 1.2). In 2010, one year after harvest, aspen sucker density was two times higher for winter-cut (HPS W) than for summer-cut (HPS S). In 2011, two years after harvest, HPS W had the same sucker density as HPS S. Alder removal in the winter before the 2011 growing season had no effect on aspen sucker density at the end of the season compared to leaving alder untreated. Aspen sucker density increased in all treatments in 2011 compared to 2010, but there were no significant differences among them. In 2012, aspen sucker densities started to decline in all treatments but with no significant differences among them.

### 1.4.2 Aspen sucker cohort establishment and survivorship dynamics

To analyse the establishment and survivorship dynamics of aspen sucker cohorts, plots with ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  were used due to the lack of, or very low, suckering observed in plots below  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  (Fig. 1.2). Between 2010 and 2012, total aspen sucker densities varied over time, peaking in 2011, i.e., two years after harvest (Fig. 3; MANOVA,  $F_{2,37} = 34.35$ ,  $p < 0.0001$ ). The 2010 sucker cohort was influenced by treatments (MANOVA,  $F_{3,38} = 5.19$ ,  $p = 0.0042$ ), by years (MANOVA,  $F_{2,37} = 21.63$ ,  $p < 0.0001$ ), and by the interaction between treatments and years (MANOVA, Pillai's trace = 0.43,  $F_{6,76} = 3.51$ ,  $p = 0.0041$ ). Subsequent univariate ANOVAs and Tukey HSD post hoc tests indicated that in 2011, two years after harvest and one year after alder removal, the 2010 cohort was significantly more dense in winter-cuts (HPS W) compared to all other treatments, except HPS W+AR, the sucker density of which was not different from other treatments. In 2012, the 2010 sucker cohort in the winter-cut was more dense than in all other treatments, whereas in the summer-cut, the 2010 cohort had a density intermediate between the winter-cut and both the HPS



W+AR and HPS S+AR treatments, the latter having the lowest 2010 cohort density. The 2011 sucker cohort was also influenced by treatments (MANOVA,  $F_{3,38} = 11.28$ ,  $p < 0.0001$ ), by years (MANOVA,  $F_{1,38} = 50.47$ ,  $p < 0.0001$ ), and by the interaction between treatments and years (MANOVA,  $F_{3,38} = 6.62$ ,  $p = 0.001$ ). The contribution of the 2011 cohort to the total density of aspen suckers in the winter-cuts was minimal both in 2011 and 2012 and its absolute density was always lower than in any other treatment, except for HPS W+AR in 2012 (univariate ANOVAs and Tukey HSD post hoc tests). The 2011 cohort densities did not differ between HPS S, HPS S+AR, and HPS W+AR in 2011 and were only transitively different in 2012 (HPS S+AR  $\geq$  HPS S  $>$  HPS W+AR). In all treatments, the 2011 cohort compensated for the decline in the densities of the 2010 cohorts, and total densities reached similar levels from 2011 onwards (Fig. 1.3).

#### 1.4.3 Alder density and height before and after silvicultural treatments

The temporal dynamics of alder were similar among treatments and followed the same significant pattern observed with aspen suckers, i.e. peaking in 2011 and declining in 2012 (Fig. 1.4; MANOVA,  $F_{3,47} = 28.51$ ,  $p < 0.0001$ ). The removal treatment of alder during the winter of 2010, one growing season after cutting remaining aspen trees, did not decrease alder density (Fig. 1.4). In 2009 and 2010, before alder removal, and in 2011 and 2012, after alder removal, alder density was similar for treatments with ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , whereas it was greater for treatments with ALBA  $<11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , as expected from Fig. 1.4 (MANOVA,  $F_{2,49} = 25.44$ ,  $p < 0.0001$ ). If using a bulldozer blade had no effect on alder density, on the other hand it did significantly reduce their height by half (Fig. 1.5, *horizontal dashed lines*; ANOVA,  $F_{1,39} = 48.60$ ,  $p < 0.0001$ ).

#### 1.4.4 Aspen sucker stocking and vigor

ALBA positively influenced the stocking of healthy free-to-grow ( $>1.3$  m) aspen suckers, as measured in 2012 in treated plots with an ALBA  $>11$   $\text{m}^2/\text{ha}^{-1}$  (ANCOVA,  $F_{1,37} = 13.66$ ,  $p = 0.0007$ ). However, ALBA did not influence the height (ANCOVA,  $F_{1,37} = 0.75$ ,  $p = 0.3927$ ), nor the diameter (ANCOVA,  $F_{1,37} = 2.86$ ,  $p = 0.0993$ ), or the H/D ratio (ANCOVA,  $F_{1,37} = 0.48$ ,  $p = 0.4933$ ) of those suckers. The influence of ALBA on stocking is major considering that the slope of the relationship is 1.74. Over an ALBA range of  $11\text{--}40$   $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , this effect reduces stocking by 51 percentage points.

In plots with an ALBA  $<11$   $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , stocking was low with a mean of 12% (SD $\pm$ 14). In plots with an ALBA  $>11$   $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , stocking was significantly higher, and greater than 70%, for HPS plots than for HPS+AR plots (Table 1.3; ANCOVA,  $F_{4,37} = 17.82$ ,  $p < 0.0001$ ). Cutting season had no effect on stocking. Free-growing suckers were taller in the HPS W treatment than in the HPS S treatment, but in both treatments suckers were taller than when alder removal was applied (ANOVA,  $F_{3,38} = 46.08$ ,  $p < 0.0001$ ). Differences in stocking do not appear to be related to differences in height between 2010 and 2011 suckers as no height difference was observed between free-growing suckers of the two cohorts (Fig. 1.5b). Hence, even if stems from the 2010 sucker cohort varied in proportion between the HPS W (98%), HPS S (72%), HPS W+AR (71%) and the HPS S+AR (39%) plots, the differences in stocking are attributable to a treatment effect rather than to a cohort effect. Most often, within treatments, free-growing suckers were double in height compared to outcompeted aspen suckers, but differences among treatments were similar between free-growing and outcompeted suckers within cohorts (Fig. 1.5a, b). As for stocking, diameter at collar was significantly higher for HPS than for HPS+AR, regardless of harvest season (Table 1.3; ANOVA,  $F_{3,38} = 34.62$ ,  $p < 0.0001$ ). However, height-diameter

(H/D) ratios were similar among treatments (Table 1.3; ANOVA,  $F_{3,38} = 1.71$ ,  $p = 0.1813$ ).

#### 1.4.5 Relationships between aspen foliar and HL chemistries

The chlorophyll contents of leaves collected on healthy free-growing aspen suckers were similar throughout the experimental plots (SPADTOT range = 29.4-40.8 vs SPAD range = 30.0-40.8). SPAD was positively correlated to total foliar nitrogen (N) content (range = 2.36-3.41 %;  $r = 0.51$ ,  $p = 0.0119$ ; Table 1.4). However, SPAD values and total foliar N content were not significantly correlated to the total HL N content (range = 1.39-2.16 %;  $r = -0.36$ ,  $p = 0.0917$  and  $r = -0.11$ ,  $p = 0.6285$ , respectively), nor with the N-NH<sub>4</sub> (range = 129.2-339.0 mg kg<sup>-1</sup>;  $r = -0.16$ ,  $p = 0.4674$  and  $r = -0.24$ ,  $p = 0.2673$ , respectively) or the N-NO<sub>3</sub> (range = 4.0-43.0 mg kg<sup>-1</sup>;  $r = -0.34$ ,  $p = 0.1079$  and  $r = 0.04$ ,  $p = 0.8722$ , respectively) contents of HL.

Despite the small observed ranges in SPADTOT, SPAD and total foliar N, values significantly increased with ALBA ( $r = 0.79$ ,  $p < 0.0001$ ,  $r = 0.89$ ,  $p < 0.0001$  and  $r = 0.56$ ,  $p = 0.0051$ , respectively). Inversely, the N and N-NH<sub>4</sub> (range = 129.2-339.0 mg kg<sup>-1</sup>) contents of HL significantly decreased with ALBA ( $r = -0.53$ ,  $p = 0.0097$  and  $r = -0.44$ ,  $p = 0.0377$ ). The N-NO<sub>3</sub> content of HL (range = 4.0-43.0 mg kg<sup>-1</sup>) also decreased with ALBA, but not significantly so ( $r = -0.37$ ,  $p = 0.0796$ ). The sulfur (S) contents of the aspen foliage (range = 0.12-0.29 %) and of the HL (range = 0.21-0.32%) significantly increased and decreased, respectively, with ALBA ( $r = 0.55$ ,  $p = 0.0061$  and  $r = -0.77$ ,  $p < 0.0001$ , respectively). The pH of HL (range = 4.24-5.86) was highly and positively correlated with ALBA ( $r = 0.79$ ,  $p < 0.0001$ ).

#### 1.4.6 Relationships between water table depth, HL thickness and ALBA

HL thickness and water table depth were strongly and inversely related ( $r = -0.91$ ,  $p < 0.0001$ ; Table 1.4). HL thickness decreased with ALBA ( $r = -0.78$ ,  $p < 0.0001$ ) while water table depth increased ( $r = 0.68$ ,  $p < 0.0004$ ). When HL depth interfaced with water table depth at around 20 cm below the surface of the forest floor, it coincided closely with the break point identified in the relationship between alder density before harvest and ALBA, i.e.  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  (Fig. 1.6). The texture of the mineral layer below HL (B horizon) was determined to be that of clay in plots below the ALBA threshold of  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Above this threshold, the number of plots with a clay loam texture increased with ALBA.

#### 1.4.7 Divergence in growth of aspen trees in relation to ALBA

Dendrochronology plots were distinct from treatment plots, but their HL thickness also decreased significantly with ALBA ( $F_{1,13} = 32.22$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.71$ ). Parameter estimates for this relationship for dendrochronology plots ( $y = -0.8147x + 29.997$ ) were consistent with estimates found for treated plots ( $y = -0.7668x + 28.129$ ).

The basal area increment (BAI) of aspen trees at the study site was found to have large interannual variations over the span of ~90 years (Fig. 1.7b). Large growth reductions occurred every decade and coincided with the presence of white rings (Fig. 1.7c). Based on the non-overlap of 95% confidence intervals, plots with an ALBA  $< 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  after the last FTC outbreak started to exhibit reduced BAI in the 1950s compared to plots with an ALBA  $> 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . This lower growth was maintained much of the time up to 2012.



## 1.5 Discussion

### 1.5.1 Reinitiating aspen stands after disturbances by the forest tent caterpillar

Results from our 300 ha study site show that aspen can be vigorously regenerated in the first growing season immediately following the removal of stems that were still alive after an FTC outbreak (Table 1.2, Fig. 1.2a). The fact that winter-cuts resulted in more suckering than early summer-cuts during the first growing season indirectly confirmed the hypothesis that apical dominance exerted by residual stems largely control the suckering response (Schier, 1975; Schier et al., 1985). However, apical dominance is not absolute and is not the sole factor controlling suckering since suckers were present before and after harvest in control plots and density increased with ALBA. Schier et al. (1985) previously made this observation that some suckering can occur in aspen stands. Still, the doubling of sucker density in winter cuts compared to summer cuts observed in our study is indicative that apical dominance is a major driver of the suckering response (Table 1.2). Our results corroborate previous findings by Weber (1990) that cutting aspen just prior to leaf flush resulted in more suckering than cutting just after leaf flush. It should be stressed though that there is also a phenological gradient in roots carbohydrate reserves (Bates et al., 1993). Those reserves are low in winter and during leaf flush because of root growth during the previous fall (Landhäusser and Lieffers, 2003). Hence, root reserves are also suspected to contribute to poor suckering, presumably in direct relation to how much has been diverted for root growth. However, since root reserves are low just before and after leaf flush, this factor does not explain the larger suckering response observed following winter cuts.

Several authors have reported that retaining aspen during harvest decreases suckering (David et al., 2001, *and references therein*). Brais et al. (2004) and Gradowsky et al.

(2010) showed a strongly significant inverse correlation between residual aspen basal area and aspen sucker density after different levels of partial cuts. In our study, the opposite pattern was observed, with aspen sucker density increasing with ALBA, even before harvest (Table 1.1). It was expected that the complete removal of aspen would stimulate the same level of suckering throughout much of the ALBA range. Given that the stands at our study site had similar basal area before the FTC outbreak, our results suggest that much of the root system, and not only the stems, died in plots with a lower ALBA following the outbreak.

The initial difference in sucker densities between winter and summer cuts diminishes quickly in the following growing seasons, a result similar to what Weber (1990) and Bates et al. (1993) found in eastern Ontario and in northern Minnesota, respectively. This convergence in aspen sucker densities among treatments may be related to a process, from an energy balance perspective, in which the above and below ground systems are progressing towards equilibrium. By examining individual sucker cohorts generated after applying cut-treatments to the residual stems, our study was able to show their contrasting dynamics through time (Fig. 1.3). The initiation of a new cohort in the second growing season in early summer-cuts that is denser than that of winter-cuts, coupled with an absence of establishment of a third cohort in both treatments, indicates that the entire system was equilibrated as soon as at the end of the second year by reaching similar sucker densities, but with different ratios of first- and second-year cohorts (Fig. 1.3a, b). Similarly, by attempting to remove alder after the first growing season, the first aspen sucker cohort was artificially reduced, forcing the system to generate abundant second season sucker cohorts for which densities were inversely related to the previous season densities (Fig. 1.3c, d). Again, sucker densities reached similar densities at the end of the second growing season, but with different ratios of first- and second-year cohorts. From a management point of view, at least for stands with a sufficient residual basal area, i.e.,  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , it does seem that prescriptions should be based on other criteria (e.g. soil susceptibility to

compaction and rutting) to determine whether to conduct winter or summer cuts. From our results, and from the literature (Baker, 1925; Bates et al., 1993; Mundell et al., 2008), it appears safe to presume that summer, or late summer, cuts, should result in aspen sucker densities much closer, if not similar, to that obtained with winter cuts, since auxin synthesis decreases as the growing season progresses (Schier, 1973), and hence apical dominance relaxes progressively (Perala, 1990).

Cutting season did not influence the stocking of healthy free-to-grow ( $>1.3$  m) aspen suckers, as measured at the end of the third growing season in our study. Stocking values are sufficient in both winter and early summer-cuts (Table 1.3). However, removing the aggressive alder layer established before cutting by using a blade in the winter following the first growing season significantly decreased stocking below acceptable levels. The treatment applied between the 2010 and the 2011 growing season reduced the average height of the 2010 aspen sucker cohort, but it also reduced the average height of alder (Fig. 1.5a). The alder removal treatment should have favored stocking. However, because our criteria in our stocking evaluation specified that the stem had to be free of damage, the alder removal treatment actually decreased stocking below acceptable levels (Table 1.3). If the alder removal treatment had been applied right after the cutting treatments, stocking levels likely would have been higher, but we do not see what benefit may have resulted from this, especially with respect to the cost of the treatment and the high stocking levels obtained when alder was left in place. In the context of reinitiating highly productive stands affected by FTC defoliation, the observed strong decrease in stocking with decreasing live aspen basal area is more critical.

Our results also indicate that free-growing aspen suckers were unable to take advantage of the increased nitrogen pool, especially in the form of ammonium, with decreasing live aspen basal area (Table 1.4). Nitrogen was indeed higher in HL where ALBA was low and alder density was high. The nitrogen pool with lower ALBA



values may also have benefitted from the contribution of decomposition of the dead aerial biomass. Although the height, diameter and H/D ratio of free-growing aspen suckers were not influenced by ALBA, foliar nitrogen content decreased with ALBA despite the increased availability of nitrogen in the HL. The foliar nitrogen content measured for free-growing suckers in the lower range of ALBA was rather low compared to other published results (Lorenzetti et al., 1999; Osier et al., 2000). Low foliar nitrogen is indicative that site conditions in the most degraded stands following the last FTC outbreak are no longer optimal for maintaining productive aspen stands. The lower pH measured in the lower ALBA range could explain the observed lower foliar nitrogen content. Nitrogen uptake has been shown to be positively associated with pH in aspen seedlings, which is particularly true for ammonium (DesRochers et al., 2003). Another indication of nutrient uptake being affected is that foliar sulfur content decreased in the lower ALBA range. Sulfur was more abundant in the lower ALBA range, but likely the lower pH reduced sulfur uptake. Sulfur is important in the synthesis of chlorophyll and the lower sulfur content may explain the lower chlorophyll content (Imsande, 1998), measured as SPAD, in the lower ALBA range.

The inverse relationship between HL thickness and water table depth reported in our study (Fig. 1.6) suggests that conditions which increased vulnerability of aspen stands in the lower ALBA range were already in place before the last outbreak occurred. Defoliation by insects can raise the water table because of reduced evapotranspiration (Hélie et al., 2005), which can lead to root asphyxia (Kamaluddin and Zwiazek, 2002). However, analyses of radial growth indicate that plots with high aspen mortality, and with low aspen regeneration density, were plots in which basal area increment was the lowest several years before the last FTC outbreak (Fig. 1.7b). Hogg and Schwarz (1999) reported a similar long term decrease in growth of aspen trees before symptoms of decline became apparent in the mid-90s in Saskatchewan.



### **1.5.2 A wider perspective on the forest tent caterpillar-aspen system in the Clay Belt**

Prior to the last FTC outbreak, the aspen stands at the study site were classified with a high crown closure rating. Forest inventory maps also indicated that these stands were not growing on sites with poor drainage. After the last FTC outbreak, some of these stands were categorized as degraded and dendrochronology analyses revealed reduced tree growth compared to trees in more resilient stands (Fig. 1.7b). Aspen with lower basal area increment since the 1950s, which were growing on sites with a thick HL (>20 cm) and a high water table, were particularly affected following the 2000-2002 defoliations by the FTC. Since the 1950s, aspen periodically underwent FTC defoliation in northwestern Quebec's and northeastern Ontario's Clay Belt (Cooke et al., 2012). The presence of white rings indicated several episodes of severe growth reductions since 1950 at our study site, but some episodes were also evident before that decade (Fig. 1.7b, c). Since these growth reductions were simultaneously present in plots with an ALBA lower or greater than  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , we cannot ascertain if repeated FTC defoliations were a cofactor in the change in growth trajectories of aspen stands observed at our study site, especially given that low and high ALBA plots were spatially well dispersed. Repeated defoliations by the FTC can kill otherwise vigorous aspen trees (Moulinier et al., 2014). Though, the demise of aspen stands appears to have been hastened following the last FTC outbreak. The advanced age of the stands in our study site could be invoked for such timing. However, the annual basal area increment of trees in plots with  $\text{ALBA} > 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  returned after the outbreak to the high values observed in previous decades. An alternative hypothesis for the change in the growth trajectory of the most degraded stands would have to be based on the evolution of site conditions over time.

At the onset of the last century, climatic conditions were probably not the same in the Clay Belt. The stands in the study area were established a few decades following the

end of the Little Ice Age. Conditions were initially dryer and evolved over the course of the last century and into the current one under an increasing precipitation regime (Zhang et al. 2000; Genries et al., 2012; Parker et al., 2012). We speculate that under dryer conditions, sites which are now hydric had a lower water table and favoured vigorous aspen growth but that site conditions deteriorated over time. Under that scenario, it would become a matter of time before conditions deteriorate and lead to the decline of aspen stands. FTC outbreaks may hasten this decline and ultimately bring stands to their demise.

The precipitation regime is predicted to further increase for the northeastern boreal forests of North America (ICCP, 2013). Under this scenario, the rise of the water table may continue. Though, a more regionally detailed assessment of the future climate suggests that higher precipitation will occur mostly outside the growing season and that summer drought events will be more likely (Bergeron et al., 2010). Water table levels may thus vary more widely in the future. However, given that more precipitation in the winter months is predicted (Bergeron et al., 2010; McKenney et al., 2010) and that FTC defoliation events occur in the spring (Sterh and Cook, 1968), circumventing evapotranspiration, aspen roots may still experience asphyxia. In any case, sites which combine a high water table and an already thickening HL should not be regenerated to aspen. Given that site factors can change at a small scale, as evidenced by the present study, the current forest inventory information is too imprecise to be used for management planning. Remote sensing (Simard et al., 2009) or other techniques (e.g. ground penetrating radar, Laamrani et al., 2013) would be needed to map problematic areas more precisely.

The decline of aspen is observed throughout the boreal biome of North-America (Worrall et al., 2013). However, it appears the phenomenon has different predisposing causes in the West and the East, but the FTC is a common stressor in both regions. FTC exacerbates the effect of drought stress in the West, where the

precipitation regime is decreasing, while it exacerbates the effect of a high water table in the East where precipitation is increasing.

## **1.6 Conclusion**

In summary, our study has shown that a simple cut of the residual live aspen, preferably but not necessarily in winter, was sufficient to regenerate moderately degraded stands following a FTC outbreak to fully stocked stands. In stands where degradation is too severe ( $ALBA < 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) and excessive moisture conditions occurred, aspen regeneration appears compromised, likely due the mortality of much of the root system. If management objectives are to regenerate aspen to high-yield stands on those sites, it will be at great expense, such as heavily disturbing the thick organic layer during or after harvesting (Lavertu, 1994; Belleau et al., 2011), and prior to planting, as HL thickness is detrimental for aspen (Laquerre et al., 2011; Gewehr et al. 2014). Moreover, excessive moisture conditions which contributed over time to a thick HL will persist. Under these conditions, those reinitiated stands will remain vulnerable to FTC outbreaks which are recurrent in the area. Rather, we suggest to convert these sites to conifer stands in order to increase ecosystem resilience at the landscape scale. More generally, we suggest that at the strategic level the management of aspen in the Canadian Clay Belt integrates the hazard associated with sites factors and the recurrence of severe defoliation by the forest tent caterpillar.

## **1.7 Acknowledgements**

Financial support was provided through a NSERC Strategic Grant to Y. Bergeron and others, by the NSERC/UQAT/UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management, as well as by Norbord Industry Inc. and MITACS-Accelerate. Particular thanks extend to C. Lebel, F. Bédard, F. Guay, M. Beaudoin and D.



Lévesque of Norbord Industry Inc. for their technical, professional, and overall support and openness all along this project, to D. Charron and M.-H. Longpré of the NSERC/UQAT/UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management for their help with field logistics, and to H. Labissonnière, É. Larose, and G. Picoulet for field assistance. We gratefully acknowledge the expertise, advices and work execution of P. Mérian and of R. Pouliot, of the Institut des Sciences de la Forêt tempérée (ISFORT) at the Université du Québec en Outaouais, on the dendrochronological and GIS aspects of this study, respectively, and of D. Paré (Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre), on the soil aspects. We also thank A. Leduc (Université du Québec à Montréal), A. Desrochers and B. Harvey (Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue), and C. Somers for their helpful comments and suggestions on this study. We are also grateful to the anonymous reviewers who made constructive comments that helped improve this paper.



### 1.8 Literature cited

- Allard, M., 1974. Géomorphologie des eskers abitibiens. *Cah. Geogr. Que.* 18, 271–296.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684.
- Anderegg, W.R.L., Berry, J. A., Smith, D.D., Sperry, J.S., Anderegg, L.D.L., Field, C.B., 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 233–237.
- Baker, F.S., 1925. Aspen in the central rocky mountain region. Department Bulletin No 1291. USDA Forest Service, Washington, District of Columbia.
- Bates, P.C., Blinn, C.R., Alm, A.A., 1993. Harvesting impacts on quaking aspen regeneration in northern Minnesota. *Can. J. For. Res.* 23, 2403–2412.
- Becker, M., 1989. The role of climate present and past vitality of silver forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res.* 19, 1110–1117.
- Belleau, A., Leduc, A., Lecomte, N., Bergeron, Y., 2011. Forest succession rate and pathways on different surface deposit types in the boreal forest of northwestern Quebec. *Ecoscience* 18, 329–340.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85, 1916–1932.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M.P., Carcaillet, C., 2010. Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data. *Int. J. Wildl. Fire* 19, 1127–1139.
- Bilodeau-Gauthier, S., Paré, D., Messier, C., Bélanger, N., 2011. Juvenile growth of hybrid poplars on acidic boreal soil determined by environmental effects of soil preparation, vegetation control, and fertilization. *For. Ecol. Manage.* 261, 620–629.

- Bonneville, M.-C., Fyles, J.W., 2006. Assessing variations in SPAD-502 chlorophyll meter measurements and their relationships with nutrient content of trembling aspen foliage. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 37, 525–539.
- Box, G.E.P., Cox, D.R., 1964. An analysis of transformations. *J. R. Stat. Soc.* 26, 211–252.
- Brais, S., Harvey, B.D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A., Paré, D., 2004. Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Can. J. For. Res.* 34, 431–446.
- Brown, J.K., Debyle, N.V., 1987. Fire damage, mortality, and suckering in aspen. *Can. J. For. Res.* 17, 1100–1109.
- Candau, J.-N., Abt, V., Keatley, L., 2002. Bioclimatic analysis of declining aspen stands in Northeastern Ontario. Forestry Research Report No. 154. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario.
- Chabot, D., 2009. Analyse de la problématique inhérente au dépérissement d'un massif forestier constitué principalement de strates de peuplier sur la ceinture d'argile des Plaines de l'Abitibi - UAF 08652. Bureau du Forestier en Chef Québec, Direction du calcul des possibilités forestières, Division du Nord-Ouest, Amos, Québec, 20 pp.
- Charbonneau, D., Lorenzetti, F., Doyon, F., Mauffette, Y., 2012. The influence of stand and landscape characteristics on forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*) defoliation dynamics: the case of the 1999–2002 outbreak in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 42, 1827–1836.
- Chouinard, S., Lorenzetti, F., 2006. Aménager la forêt dans un contexte d'infestations cycliques de livrées des forêts. *Le Couvert Boréal*, Printemps 2006, 30–31.
- Cooke, B.J., Lorenzetti, F., Roland, J., 2009. On the duration and distribution of forest tent caterpillar outbreaks in east-central Canada. *J. Entomol. Soc. Ontario* 140, 3–18.
- Cooke, B.J., MacQuarrie, C.J.K., Lorenzetti, F., 2012. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks across east-central Canada. *Ecography*. 35, 422–435.

- David, A.J., Zasada, J.C., Gilmore, D.W., Landhäusser, S.M., 2001. Current trends in the management of aspen and mixed aspen forests for sustainable production. *For. Chron.* 77, 525–532.
- DesRochers, A., Driessche, R. Van Den, Thomas, B.R., 2003. Nitrogen fertilization of trembling aspen seedlings grown on soils of different pH. *Can. J. For. Res.* 33, 552–560.
- Environment Canada, 2012. Canadian climate normals or averages 1971–2000. Environment Canada National Climate Data and Information Archive. [WWW Document]. [http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/climate\\_normals/index\\_e.html](http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_e.html).
- Farmer, R.E., 1962. Aspen root sucker formation and apical dominance. *For. Sci.* 8, 403–409.
- Frey, B.R., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., Comeau, P.G., Greenway, K.J., 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Can. J. For. Res.* 33, 1169–1179.
- Frey, B.R., Lieffers, V.J., Hogg, E.H.T., Landhäusser, S.M., 2004. Predicting landscape patterns of aspen dieback: mechanisms and knowledge gaps. *Can. J. For. Res.* 34, 1379–1390.
- Genries, A., Drobyshev, I., Bergeron, Y., 2012. Growth–climate response of Jack pine on clay soils in northeastern Canada. *Dendrochronologia* 30, 127–136.
- Gewehr, S., Drobyshev, I., Berninger, F., Bergeron, Y., 2014. Soil characteristics mediate the distribution and response of boreal trees to climatic variability. *Can. J. For. Res.* (*accepted*).
- Girardin, M., Tardif, J., Flannigan, M.D., Wotton, B.M., Bergeron, Y., 2004. Trends and periodicities in the Canadian Drought Code and their relationships with atmospheric circulation for the southern Canadian boreal forest. *Can. J. For. Res.* 119, 103–119.
- Gradowski, T., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., Sidders, D., Volney, J., Spence, J.R., 2010. Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 383–389.
- Green, R.N., Trowbridge, R.L., Klinka, K., 1993. Towards a taxonomic classification of humus forms. *For. Sci.* 39.



- Grissino-Mayer, H.D., 2001. Evaluating crossdating accuracy : a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Res.* 57, 205–221.
- Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G., 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *J. Paleolimnol.* 25, 1001–110.
- Hélie, J.F., Peters, D.L., Tattler, K.R., Gibson, J.J., 2005. Review and synthesis of potential hydrologic impacts of mountain pine beetle and related harvesting activities in British Columbia. Mountain pine beetle Initiative Working Paper 2005-23. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Victoria, British Columbia, 27 pp.
- Hogg, E.H., Schwarz, A.G., 1999. Tree-ring analysis of declining aspen stands in west-central Saskatchewan. Information Report NOR-X-359. Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre, Edmonton, Alberta.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Kochtubajda, B., 2002. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Can. J. For. Res.* 32, 823–832.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Michaelian, M., 2008. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Can. J. For. Res.* 38, 1373–1384.
- Imsande, J., 1998. Iron, sulfur, and chlorophyll deficiencies: A need for an integrative approach in plant physiology. *Physiol. Plant.* 103, 139–144.
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. *In: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Edited by* T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, 1535 pp.
- Kamaluddin, M., Zwiazek, J.J., 2002. Ethylene enhances water transport in hypoxic aspen. *Plant Physiol.* 128, 962–969.
- Laamrani, A., Valeria, O., Cheng, L.Z., Bergeron, Y., Camerlynck, C., 2013. The use of ground penetrating radar for remote sensing the organic layer – mineral soil interface in paludified boreal forests. *Can. J. Remote Sens.* 39, 74–88.



- Laganière, J., Paré, D., Bradley, R.L., 2010. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions. *Can. J. For. Res.* 40, 465–475.
- Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2003. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees* 17, 471–476.
- Laquerre, S., Harvey, B.D., Leduc, A., 2011. Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands. *For. Chron.* 87, 77–85.
- Lavertu, D., Mauffette, Y., Bergeron, Y., 1994. Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *J. Veg. Sci.* 5, 561–568.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., Taylor, K., 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada : a literature review. *Environ. Rev.* 50, 21–50.
- Lefort, P., Harvey, B., Parton, J., Smith, G.K.M., 2002. Synthesizing knowledge of the Claybelt to promote sustainable forest management. *For. Chron.* 78, 665–671.
- Lorenzetti, F., Mauffette, Y., Baucé, É., 1999. Relationship between foliar chemistry and insect performance: the forest tent caterpillar. *In: Sugar maple ecology and health: proceedings of an international symposium. Edited by S.B. Horsley, R.P. Long and P. Robert. General Technical Report NE-261. U.S.D.A Forest Service, Northeastern Research Station, Radnor, Pennsylvania, pp. 93–97.*
- Man, R., Rice, J.A., 2010. Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada. *For. Ecol. Manage.* 260, 1853–1860.
- McKenney, D.W., Pedlar J.H., Lawrence, K., Gray P.A., Colombo S.J., Crins W.J., 2010. Current and projected future climatic conditions for ecoregions and selected natural heritage areas in Ontario. *Climate Change Research Report CCRR-16. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario.*
- Mérian, P., Lebourgeois, F., 2011. Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate – growth relationships : a multispecies analysis in a temperate climate. *Can. J. For. Res.* 41, 2413–2422.

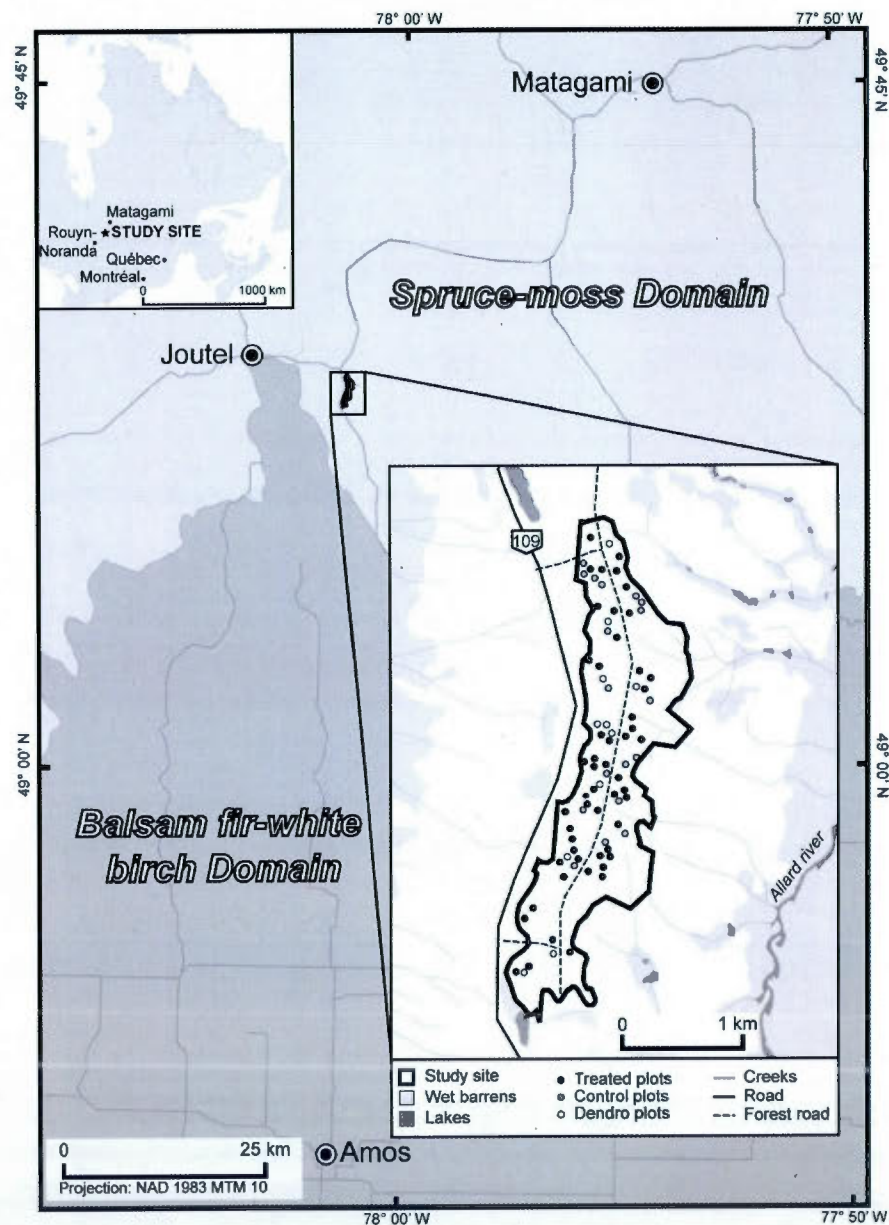
- Michaelian, M., Hogg, E.H., Hall, R.J., Arsenault, E., 2011. Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2084–2094.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2011. Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Can. J. For. Res.* 41, 1606–1617.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2013. Effects of a Forest Tent Caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of Eastern Canada. *Ecoscience* 20, 182–193.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2014. Growth and mortality of trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation. *Acta Oecologica* 55, 104–112.
- MRNF, 2007. Méthode développée en vue de recueillir l'information nécessaire au suivi des interventions des années antérieures. Manuel d'aménagement forestier, 4ième édition. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune Direction du soutien aux opérations Faune et Forêts, Direction du soutien aux opérations Faune et Forêts, Québec, 36 pp.
- MRNF, 2010. Instructions relatives à l'application de l'arrêté ministériel sur la valeur des traitements sylvicoles admissibles en paiement des droits – Exercices 2010-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement des forêts publiques et privées, Québec, 131 pp.
- Mundell, T.L., Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2007. Effects of *Corylus cornuta* stem density on root suckering and rooting depth of *Populus tremuloides*. *Can. J. Bot.* 85, 1041–1045.
- Mundell, T.L., Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2008. Root carbohydrates and aspen regeneration in relation to season of harvest and machine traffic. *For. Ecol. Manage.* 255, 68–74.
- Osier, T.L., Hwang, S.-Y., Lindroth, R.L., 2000. Within- and between-year variation in early season phytochemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones. *Biochem. Syst. Ecol.* 28, 197–208.

- Parker, W.C., Colombo, S.J., Sharma, M., 2012. An assessment of the vulnerability of forest vegetation of Ontario's Clay Belt (ecodistrict 3E-1) to climate change. Climate Change Research Report CRR-42. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario.
- Perala, D.A., 1990. Quaking aspen. *In: Silvics of North America, volume 2. Hardwoods. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala.* USDA Forest Service, Washington, District of Columbia, pp. 555–569.
- Rehfeldt, G.E., Ferguson, D.E., Crookston, N.L., 2009. Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *For. Ecol. Manage.* 258, 2353–2364.
- Rowe, J.S. 1972. Forest regions of Canada. Canadian Forest Service Publication 1300. Fisheries and Environment Canada, Headquarters, Ottawa, Ontario.
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P., Robitaille, A., 1998. Les régions écologiques du Québec méridional. Troisième version. L'Aubelle 124, S1–S12.
- Schier, G.A., 1973. Seasonal variation in sucker production from excised roots of *Populus tremuloides* and the role of endogenous auxin. *Can. J. For. Res.* 3, 459–461.
- Schier, G.A., 1975. Deterioration of aspen clones in the middle rocky mountains. Research Paper INT-170. USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah.
- Schier, G.A., Jones, J.R., Winokur, R.P., 1985. Vegetative regeneration. *In: Aspen: ecology and management in the western United States. Edited by N.V. DeByle and R.P. Winokur.* General Technical Report RM-119. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado, pp. 29–33.
- Simard, M., Bernier, P.Y., Bergeron, Y., Paré, D., Guérine, L., 2009. Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Can. J. For. Res.* 39, 546–552.
- Soil Classification Working Group, 1998. The Canadian System of Soil Classification. 3rd edition. Agriculture and Agri-food Canada, NRC Research Press, Ottawa.

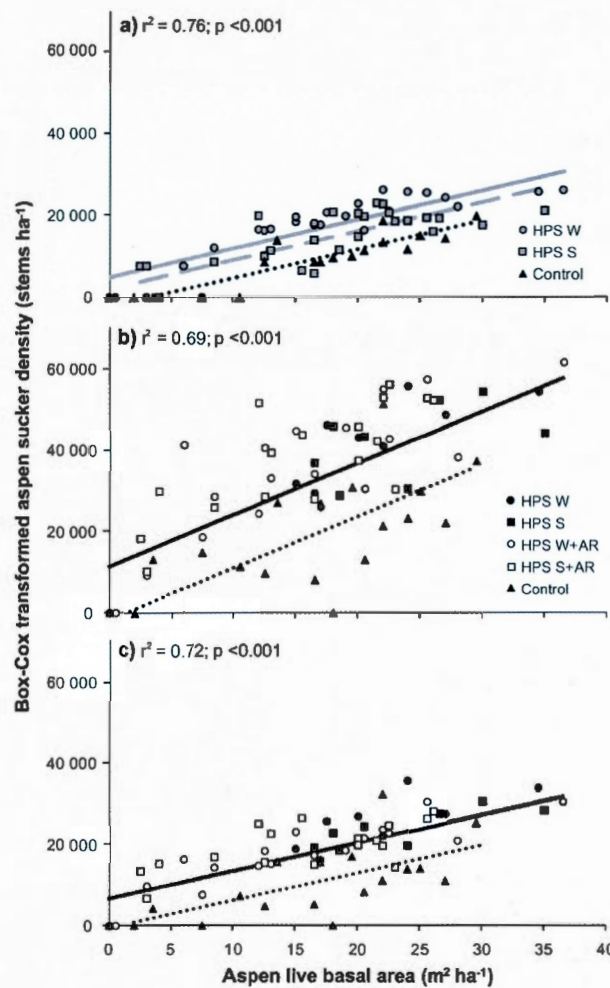
- Steinkamp, J., Hickler, T., 2013. Is drought-induced forest dieback globally increasing? *In: Impacts world 2013, international conference on climate change effects – conference proceedings. Edited by* Potsdam institute for climate impact research. Potsdam, Germany, pp. 753–764.
- Sterh, F.W., Cook, E.F., 1968. A revision of the genus *Malacosoma* disstria Hübner in North America (Lepidoptera: Lasiocampidae): systematics, biology, immatures and parasites. United States Nat. Mus. Bull 276, 350 pp.
- Thien, S.J., 1979. A flow diagram for teaching texture-by-feel analysis. *J. Agron. Educ.* 8, 54–55.
- Vincent, J.-S., Hardy, L., 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoires québécois. *Géo. Phys. Quat.* 31, 357–372.
- Wang, G.G., 2003. Early regeneration and growth dynamics of *Populus tremuloides* suckers in relation to fire severity. *Can. J. For. Res.* 33, 1998–2006.
- Wang, W., Peng, C., Kneeshaw, D.D., Larocque, G.R., 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environ. Rev.* 121, 109–121.
- Weber, M.G., 1990. Response of immature aspen ecosystems to cutting and burning in relation to vernal leaf-flush. *For. Ecol. Manage.* 31, 15–33.
- Worrall, J.J., Rehfeldt, G.E., Hamann, A., Hogg, E.H., Marchetti, S.B., Michaelian, M., Gray, L.K., 2013. Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *For. Ecol. Manage.* 299, 35–51.
- Zhang, X., Vincent L.A., Hogg W.D., Niitsoo A., 2003. Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. *Atmosphere-Ocean* 38, 395–429.



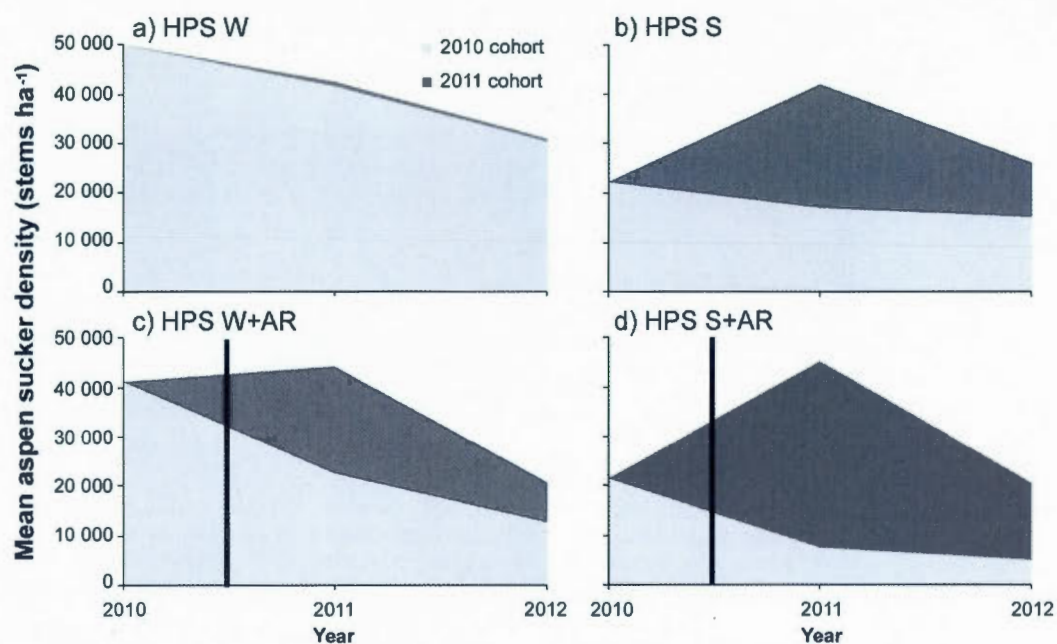
## 1.9 Figures



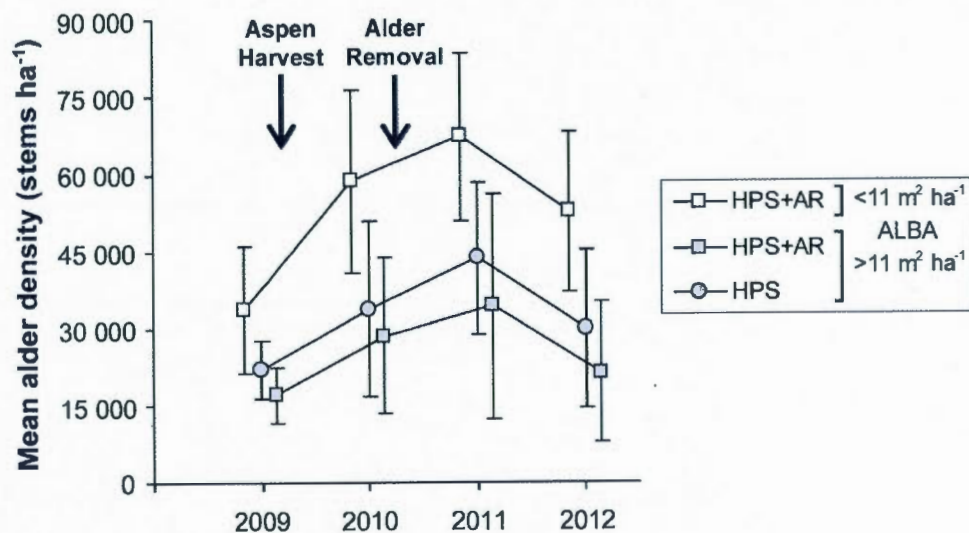
**Fig. 1.1** Map of the study area and distribution of plots within the study site. The forest road shown on this map was established in 2009, one year before treatments began for this study.



**Fig. 1.2** Aspen sucker densities (a) after winter (HPS W) and early summer (HPS S) harvests in 2010, (b) after harvest (HPS W and HPS S) and alder removal (HPS W+AR and HPS S+AR) in 2011 and (c) in 2012, in relation to the aspen live basal area (ALBA) measured in 2009. Variations in ALBA are due to aspen mortality following a forest tent caterpillar outbreak during the years 2000-2002 at the study site. In 2010, ANCOVA analysis yielded significantly different predicted curves for HPS W (full grey line), HPS S (dashed grey line) and control (dotted black line) plots. In 2011 and 2012, ANCOVA analyses indicated that aspen sucker densities were similar in all treatments (full black line) but different from controls. Prior to ANCOVAs, data were transformed using Box-Cox transformations with the following parameter values: (a)  $\lambda = 0.2$ ,  $\alpha = 3.406\text{E-}4$ , (b)  $\lambda = 0.4$ ,  $\alpha = 1.605\text{E-}3$ , and (c)  $\lambda = 0.4$ ,  $\alpha = 2.335\text{E-}3$ . Legend for (c) same as in (b).

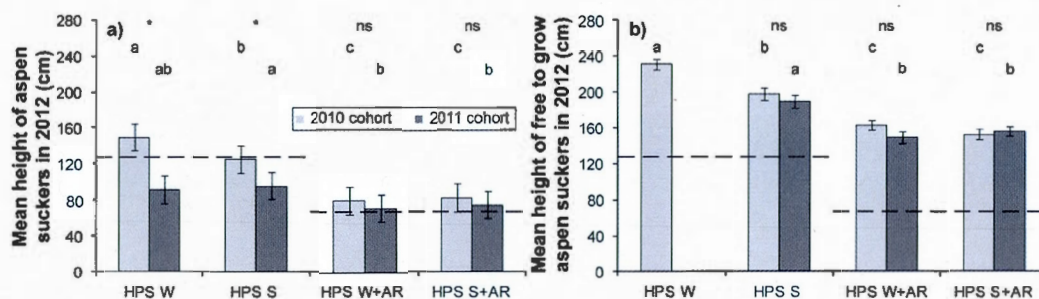


**Fig. 1.3** Temporal dynamics of aspen sucker densities by cohort and by year, for plots with an ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , in each of the silvicultural treatments. The dark vertical lines in the bottom panel indicate when the alder removal treatment was applied.

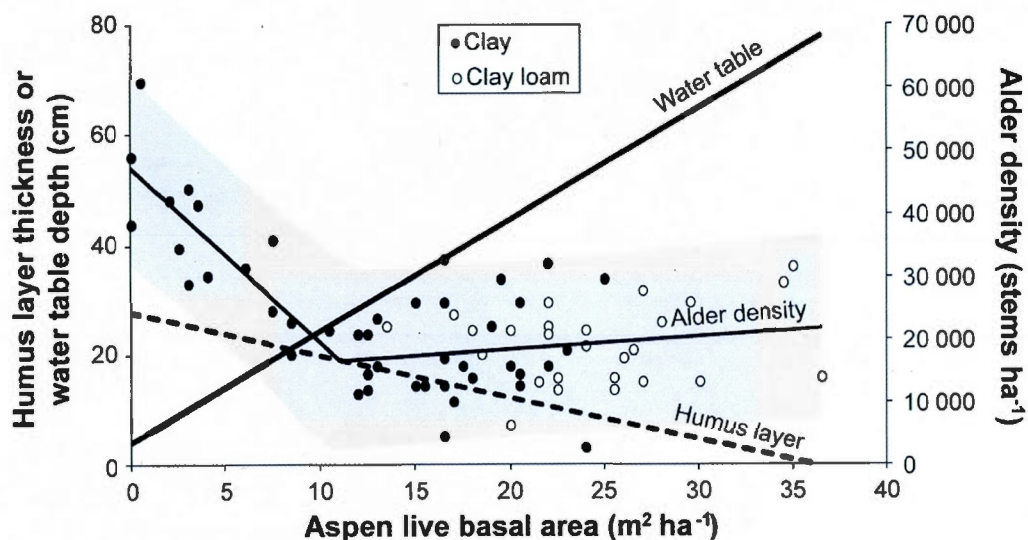


**Fig. 1.4** Temporal dynamics of mean alder density (stems ha<sup>-1</sup>) for harvested plots, with or without alder removal (HPS, HPS+AR respectively), and below or above an ALBA of 11 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Note that there were no plots below an ALBA of 11 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> in the HPS treatment. Error bars are  $\pm$  SD.

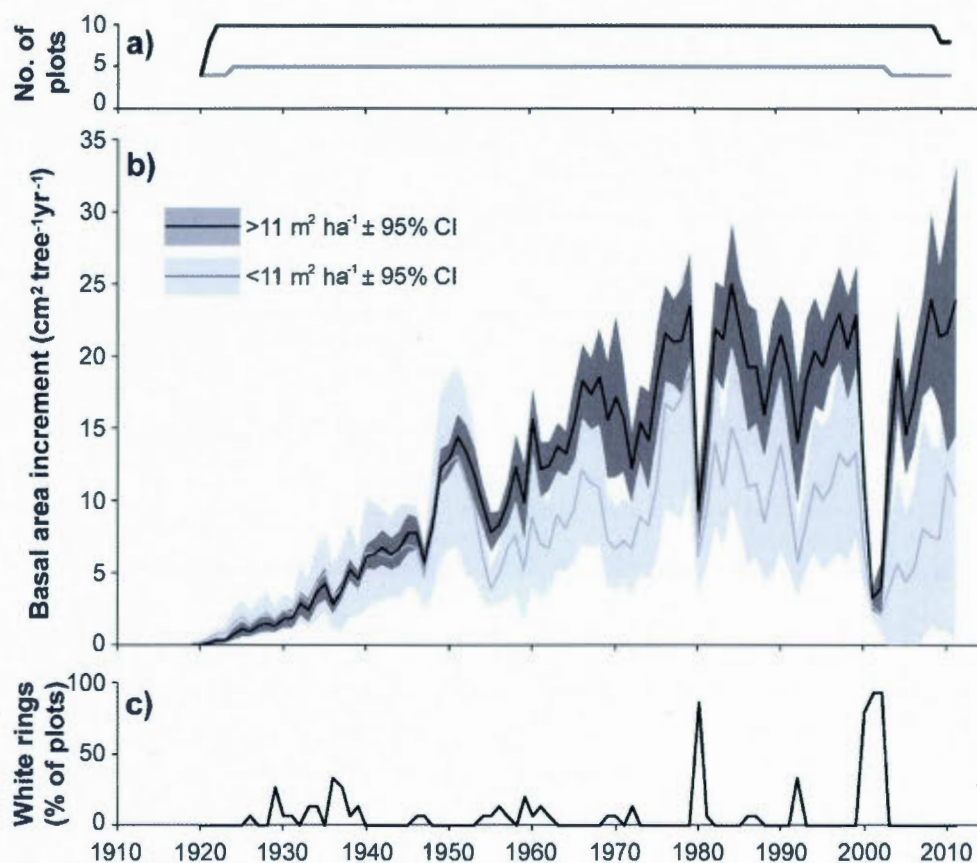




**Fig. 1.5** Mean ( $\pm$ SD) height (cm) after three growing seasons of (a) all aspen suckers and (b) free-growing suckers, by cohort and by treatment, in plots with an ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Differences between cohorts within treatments, based on paired t-tests with Bonferroni-correction criteria applied for significance level: \* and ns above bar pairs indicate significant and no significant differences, respectively. Differences between treatments within cohorts: different letters above bars indicate significant differences based on Tukey HSD post hoc tests ( $p > 0.05$ ). The black dashed lines in (a) and (b) are mean height (cm) of alder in the same year in plots with or without alder removal (HPS, HPS+AR respectively). Note that there is no bar for the free-growing 2011 cohort in HPS W plots since only one stem was counted.



**Fig. 1.6** Predicted curves of the relationships for humus layer (HL) thickness ( $F_{1,68} = 116.24$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.63$ ) and water table depth ( $F_{1,39} = 53.70$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.58$ ), measured in the third growing season, with ALBA in pooled treated and control plots. Plot-level alder densities prior to harvest are overlaid (filled and open circles: clay and clay loam, respectively; mineral soil texture determined by the feel method). A piecewise regression indicated a breaking point at  $11.1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  in the relationship between alder density and ALBA ( $F_{4,66} = 5.20$ ,  $p = 0.001$ ,  $R^2 = 0.58$ ; grey shaded areas: 95% confidence intervals).



**Fig. 1.7** Growth of residual aspen trees: (a) number of plots, (b) tree-level annual basal area increment and (c) the proportion of plots with white rings indicative of severe forest tent caterpillar defoliation. The dark lines in (a) and (b) are for plots with  $\text{ALBA} > 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , whereas grey lines are for plots with  $\text{ALBA} < 11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . The shaded areas in (b) are the 95% confidence intervals.

## 1.10 Tables

**Table 1.1** Results of ANCOVA analyses comparing aspen sucker densities between (a) plots allocated to silvicultural treatments and to control prior harvest, between (b) HPS W, HPS S and control plots in the first growing season after harvest, and between (c, d) HPS W, HPS S, HPS W+AR, HPS S+AR and control plots in the second and third growing seasons, with aspen live basal area (ALBA) as a covariate. Data were transformed using Box-Cox transformations prior to analyses. Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold.

Source	df	MS	F	P
a) 2009 - Before harvest				
Model	3	250858	2.56	0.0622
Treatment+control	2	470	0.01	0.9928
ALBA	1	249718	7.65	<b>0.0073</b>
Error	66	2153480		
Corrected total	69	2404338		
b) 2010 - After harvest				
Model	3	3276161355	70.32	<b>&lt;0.0001</b>
Treatments+control	2	567433936	18.27	<b>&lt;0.0001</b>
ALBA	1	2571494322	165.59	<b>&lt;0.0001</b>
Error	66	1024915466		
Corrected total	69	4301076821		
c) 2011 - After harvest and alder removal				
Model	5	1.27E+10	27.88	<b>&lt;0.0001</b>
Treatments+control	4	4043483366	11.09	<b>&lt;0.0001</b>
ALBA	1	7341054099	80.53	<b>&lt;0.0001</b>
Error	64	5834096422		
Corrected total	69	1.85E+10		
d) 2012 - After harvest and alder removal				
Model	5	3972611574	32.19	<b>&lt;0.0001</b>
Treatments+control	4	1137787126	11.53	<b>&lt;0.0001</b>
ALBA	1	2121868777	85.98	<b>&lt;0.0001</b>
Error	64	1579481645		
Corrected total	69	5552093219		



**Table 1.2** ALBA adjusted aspen sucker mean densities (stems ha<sup>-1</sup>) calculated from ANCOVA. Results were backtransformed from Box-Cox transformations. Values within each year with similar letters are not significantly different based on Tukey HSD post hoc tests ( $p < 0.05$ ).

Year	Treatment	mean - S.D.	mean	mean + S.D.
2009	All plots	13	146	745
2010	HPS W <sup>a</sup>	5 215	15 432 a	37 619
	HPS S <sup>b</sup>	2 019	7 315 b	20 346
	Control	288	1 669 c	6 111
2011	HPS W <sup>a</sup>	12 836	27 416 a	49 030
	HPS S <sup>b</sup>	9 957	23 061 a	43 193
	HPS W+AR <sup>c</sup>	13 144	27 784 a	49 389
	HPS S+AR <sup>d</sup>	17 421	34 202 a	58 149
	Control	1 441	6 601 b	16 883
2012	HPS W <sup>a</sup>	10 843	20 378 a	33 710
	HPS S <sup>b</sup>	7 188	15 057 a	26 623
	HPS W+AR <sup>c</sup>	6 163	13 234 a	23 742
	HPS S+AR <sup>d</sup>	8 703	17 074 a	29 016
	Control	933	3 805 b	9 304

<sup>a</sup> Harvest with protection of soils in winter

<sup>b</sup> Harvest with protection of soils in early summer

<sup>c</sup> HPS W, followed by alder removal

<sup>d</sup> HPS S, followed by alder removal

**Table 1.3** Mean stocking, height, diameter at collar, and H/D ratio of free-growing aspen suckers in treated plots with an ALBA  $>11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  in the third growing season. Standard errors of means are presented in parentheses. Values with similar letters in the same column are not significantly different based on Tukey's HSD post hoc tests ( $p < 0.05$ ).

Treatment	No. of plots	Stocking (%) <sup>a</sup>	Height (cm)	Diameter (cm)	H/D
HPS W	9	86.7 (6.5) a	230.3 (5.3) a	2.50 (0.06) a	93.8 (2.7) a
HPS S	8	77.1 (7.0) a	200.9 (5.9) b	2.33 (0.07) a	87.8 (2.9) a
HPS W+AR	12	33.4 (5.6) b	160.6 (4.6) c	1.89 (0.06) b	86.7 (2.4) a
HPS S+AR	13	51.4 (5.5) b	158.5 (4.5) c	1.75 (0.05) b	92.0 (2.3) a

<sup>a</sup>Means and standards errors were adjusted using the ALBA covariate.

**Table 1.4** Correlation matrix of soil characteristics, soil nutrients (samples collected in the humus layer between 5 and 10 cm of depth), and leaf variables of free-growing aspen suckers (samples collected from all treatments and covering the ALBA range).

Variables	ALBA	Water table depth	HL thickness	C - HL	N - HL	C/N - HL	S - HL	pH - HL	N-NH <sub>4</sub> - HL	N-NO <sub>3</sub> - HL	C - Foliar	N - Foliar	C/N - Foliar	S - Foliar	SPAD
Water table depth	<b>0.68 ***</b>	1.00													
HL thickness	-0.78 ***	-0.91 ***	1.00												
C - HL	-0.28	-0.44 *	0.48 *	1.00											
N - HL	-0.53 **	-0.36	0.41 *	<b>0.71 ***</b>	1.00										
C/N - HL	0.24	-0.15	0.14	0.41 *	-0.34	1.00									
S - HL	-0.77 ***	-0.77 ***	<b>0.79 ***</b>	<b>0.70 ***</b>	<b>0.80 ***</b>	-0.07	1.00								
pH - HL	<b>0.79 ***</b>	<b>0.89 ***</b>	-0.86 ***	-0.42 *	-0.38	-0.09	-0.80 ***	1.00							
N-NH <sub>4</sub> - HL	-0.44 *	-0.69 ***	<b>0.67 ***</b>	<b>0.75 ***</b>	0.39 *	0.51 *	<b>0.68 ***</b>	-0.62 **	1.00						
N-NO <sub>3</sub> - HL	-0.37	-0.04	0.10	0.11	0.55 **	-0.53 **	0.35	-0.07	-0.13	1.00					
C - Foliar	-0.23	-0.19	0.39	0.02	0.17	-0.22	0.25	-0.13	0.09	0.35	1.00				
N - Foliar	0.56 **	0.27	-0.33	0.00	-0.11	0.11	-0.32	0.37	-0.24	0.04	0.03	1.00			
C/N - Foliar	-0.63 **	-0.31	0.41 *	0.00	0.14	-0.16	0.38	-0.43 *	0.25	0.02	0.09	-0.99 ***	1.00		
S - Foliar	0.55 **	0.34	-0.36	-0.15	-0.19	0.02	-0.39	0.39	-0.34	0.08	0.13	<b>0.93 ***</b>	-0.90 ***	1.00	
SPAD	<b>0.89 ***</b>	<b>0.58 **</b>	-0.64 ***	-0.04	-0.36	0.37	-0.59 **	<b>0.72 ***</b>	-0.16	-0.34	-0.24	0.51 *	-0.60 **	0.50 *	1.00
SPADTOT	<b>0.79 ***</b>	<b>0.58 **</b>	-0.67 ***	-0.04	-0.36	0.37	-0.59 **	<b>0.72 ***</b>	-0.16	-0.34	-0.24	0.51 *	-0.60 **	0.50 *	<b>1.00 ***</b>

\*, \*\*: Significant at the 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

\*\*\* and in bold: Significant at the 0.001 probability level, meeting the Bonferroni-correction criteria for the number of pairwise comparisons in the table.

ALBA – aspen live basal area (n = 52 plots). Water table depth (n = 23 plots). HL thickness – humus layer thickness (n = 52 plots). C – total carbon; N – total nitrogen; S – total sulphur content in HL (n = 23 plots) or in aspen leaves (Foliar; n = 23 plots). N-NH<sub>4</sub> – ammonium; N-NO<sub>3</sub> – nitrate; SPAD – chlorophyll estimation from treated plots equipped with piezometers (n = 23 plots). SPADTOT – chlorophyll estimation from all treated plots (n = 52 plots).

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Suite à la dernière épidémie de la livrée des forêts (LDF) en Abitibi, une mortalité variable du peuplier sur des superficies importantes a pu être observée. Le drageonnement suite à cette perturbation fut quasi absent comparé à celui observé suite à des perturbations telles que les feux et les coupes totales ou partielles. L'ampleur précise de l'échec du peuplier à se régénérer sur des sols argileux après une perturbation de la livrée des forêts n'était pas bien connue et documentée. Cet échec est probablement présent sur une bonne partie des 500 000 hectares qui furent dégradés dans le nord-est de l'Ontario (Man et Rice, 2010), comme il a été observé à la fin des années 2000 sur les 40 000 hectares de l'aire d'étude où notre site et leurs placettes ont été établis. Le Bureau du Forestier Québec en chef a examiné le secteur de notre étude de manière suffisamment précise pour constater que si rien n'était fait pour remédier à la situation, il n'y aurait pas d'autre solution que de réduire la possibilité forestière régionale de 75% et de déclarer l'aire comme improductive pour les 50-80 prochaines années, principalement en raison de l'agressive strate d'aulne qui s'est établie (Chabot, 2009).

Le design expérimental utilisé pour l'étude est le premier d'envergure, à échelle opérationnelle, à évaluer les différents facteurs qui contrôlent le drageonnement chez le peuplier faux-tremble dans un contexte post-perturbation par la livrée. Grâce à un large éventail d'interventions, les résultats obtenus vont permettre de mieux planifier les traitements et leurs périodes d'application pour remettre en production des peuplements de peuplier faux-tremble dégradés et devenus improductifs suite au passage de la LDF.

L'étude présentée dans ce mémoire a pu mettre en avant qu'une simple coupe des tiges résiduelles de peuplier encore vivantes, mais pas nécessairement seulement qu'en hiver, était suffisante pour régénérer les peuplements moyennement dégradés,



c'est-à-dire qui avaient encore une surface terrière vivante de  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  ou plus après la dernière épidémie de la LDF. En dessous de  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , le faible drageonnement et surtout le faible stocking issus après coupe ne sont pas suffisants pour régénérer les peuplements dégradés, ce qui laisse suggérer suite au dernier passage de la livrée qu'une partie du système racinaire a déperé également. En regard des hypothèses émises et du dispositif expérimental mis en place, deux points marquants essentiels dans la compréhension de la régénération du peuplier post-épidémies de la LDF ont pu être mis en lumière.

En premier lieu, bien qu'il fut pensé que l'aulne impacterait la densité de régénération du peuplier faux-tremble, il fut démontré au travers de cette étude que l'aulne n'était pas un compétiteur. En effet, qu'il soit supprimé ou pas, les densités de drageons après coupe ne se différencient pas entre les traitements. Par contre, si la suppression de la strate arbustive devait tout de même être prescrite, il serait vivement recommandé d'effectuer cette étape juste après la coupe des tiges vivantes et non pas un an après comme ce fut le cas dans cette expérimentation, afin de ne pas blesser ou de couper les drageons déjà initiés, ce qui a eu comme conséquence directe de diminuer le stocking en tiges saines et libres de croître. Cependant, bien que l'aulne n'apparait pas comme un compétiteur pour la régénération du peuplier, il apparait aussi ne pas contribuer positivement. En effet, les concentrations d'azote, en particulier sous la forme d'ammonium, étaient certes plus élevées dans l'horizon organique du sol là où la surface terrière en peuplier était faible et où les densités d'aulnes étaient élevées, mais les tiges libres de croître n'ont pas été en mesure d'en tirer profit. La hauteur, le diamètre ainsi que le rapport H/D des tiges libres de croître n'étaient pas différents à travers le gradient de surface terrière de peuplier, mais les contenus en chlorophylle et en azote étaient plus faibles vers les plus faibles surfaces terrières résiduelles. D'autres études seront tout de même nécessaires afin de tester si les résultats ne vont pas changer dans le temps au fur et à mesure que les besoins en azote du peuplier vont s'accroître.

En deuxième lieu, notre étude est la première à démontrer, à grande échelle, que les peupliers qui se situent sur les sites les plus humides qui combinent une haute nappe phréatique et une épaisse couche d'humus sont les plus vulnérables aux épidémies de la LDF. Par conséquent, la densité de drageonnement initiée après coupe sera plus faible sur les sites les plus humides ayant subi une épidémie de la livrée des forêts. Cependant, nous avons également pu, avec les analyses dendrochronologiques, montrer que les peupliers qui se situaient sur les sites les plus dégradés ( $<11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) présentaient un accroissement en surface terrière des tiges résiduelles faible et ce depuis 50 ans alors qu'ils réussissaient mieux au départ (toute de suite après le feu) que ceux au-dessus de  $11 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  à la même époque. Ceci laisse penser que les conditions d'humidité dans le sol se sont dégradées au fil du temps, notamment en raison du régime de précipitation qui n'a cessé d'augmenter au cours du dernier siècle pour la région (Zhang et al. 2000; Genries et al., 2012; Parker et al., 2012). Si les objectifs de gestion sont absolument de voir réapparaître le peuplier sur les sites les plus humides, ce sera au prix de grands efforts avant de pouvoir replanter, comme par exemple, perturber fortement l'épaisse couche organique pendant ou après la coupe (Belleau et al., 2011) car l'épaisseur de la couche organique est préjudiciable pour la persistance du peuplier (Laquerre et al., 2011; Gewehr et al., 2014). Cependant, les conditions d'humidité excessive qui ont contribué au fil du temps à la formation d'une épaisse couche organique persisteront. Une évaluation plus détaillée du climat futur à l'échelle régionale suggère que des précipitations plus élevées continueront de se produire la plupart du temps en hiver, donc en dehors de la saison de croissance, et que les épisodes de sécheresse seront plus nombreux en été (Bergeron et al., 2010; McKenney et al., 2010). Le niveau de la nappe phréatique pourra donc varier plus largement à l'avenir, mais lorsque l'évapotranspiration des peupliers au printemps sera de nouveau empêchée par les futurs événements de défoliation occasionnés par la LDF (Sterh and Cook, 1968), les racines pourront de nouveau éprouver une asphyxie, augmentant par conséquent les risques de mortalité du système racinaire. Ainsi, les sites qui combinent une haute nappe phréatique et une épaisse couche

d'humus ne devraient pas être régénérés en peuplier. Dans ces conditions, cette étude suggère de mettre l'accent sur la conversion des peuplements les plus dégradés ( $<11\text{m}^2\text{ ha}^{-1}$ ) en conifères, de manière à augmenter dans le futur la résilience des écosystèmes à l'échelle du paysage.

Cette étude s'inscrit dans une succession logique de travaux qui ont eu pour but de connaître et de documenter l'impact de la livrée des forêts sur la régénération du peuplier faux-tremble dans des peuplements localisés sur la ceinture d'argile au nord-ouest du Québec (Moulinier et al., 2011; 2013). Les travaux de Moulinier et al. (2011) ont examiné des peuplements purs de peupliers qui présentaient tout de même une régénération, tandis que Moulinier et al. (2013) ont examiné la régénération dans des peuplements mixtes. Dans le cas de notre étude, nous avons étudié des peuplements purs dégradés pour lesquels la succession naturelle semblait stoppée. Bien qu'il a pu être démontré que certains traitements sylvicoles pouvaient les régénérer, on peut tout de même se poser la question du devenir de ces peuplements dans 50 ans, avec une domination par l'aulne en sous couvert. Cette situation pourrait diminuer la résilience du peuplier faux-tremble sur ces sites. Dans ce contexte, d'autres études seront nécessaires dans le futur afin d'explorer l'impact de cette remise en production sur la biodiversité durant la vie du peuplement et sur les trajectoires successioneilles possibles vers la fin de vie de ce peuplement.



## ANNEXE A

### PHOTOS PRISES SUR LE SITE D'ÉTUDE



Drageons de peuplier trois ans après coupe.





Zone à forte surface terrière avant coupe et à fort drageonnement de peuplier après coupe. À gauche, coupe avec protection des sols et suppression de l'aulne (HPS + AR). À droite, coupe avec protection des sols, sans suppression de l'aulne (HPS).



Zone à faible surface terrière avant coupe et à faible drageonnement de peuplier après coupe. À gauche, coupe avec protection des sols et suppression de l'aulne (HPS + AR). À droite, coupe avec protection des sols, sans suppression de l'aulne (HPS).

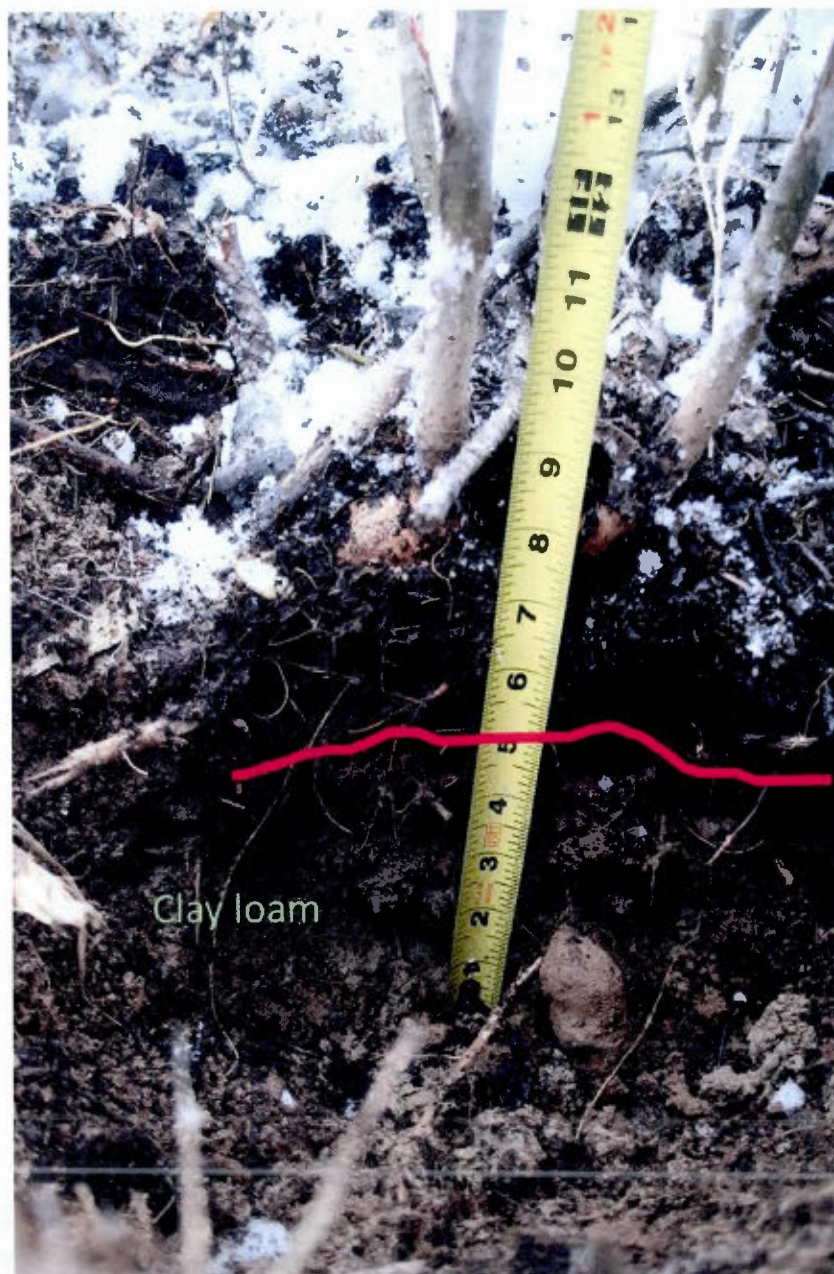


Avant-plan: coupe avec protection des sols et suppression de l'aulne (HPS + AR).  
Plan centre: centre de placette. Arrière-plan: placettes témoins (non coupées).



Avant-plan: coupe avec protection des sols et suppression de l'aulne (HPS + AR).  
Arrière-plan: placettes témoins (non coupées), envahies par l'aulne.





Placette n°30: surface terrière avant coupe de 22 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>; épaisseur moyenne de la couche d'humus: 4,7cm.



Placette n°106: surface terrière avant coupe de 30 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>; épaisseur moyenne de la couche d'humus: 5,4cm.





Placette n°70: surface terrière avant coupe de  $7,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ; épaisseur moyenne de la couche d'humus: 23,6 cm.

## BIBLIOGRAPHIE

- Barter, G.W., Cameron, D.G., 1955. Some effects of defoliation by the forest tent caterpillar. Bi-Monthly Programme Report 11. Canada Agriculture Department, Forest Biology Division. Ottawa, Ontario, 1 pp.
- Bates, P.C., Blinn, C.R., Alm, A.A., 1990. A survey of the harvesting histories of some poorly regenerated aspen stands in northern Minnesota. *In*: Aspen Symposium '89: proceeding. General Technical Report NC-140. USDA Forest Service. North Central Forest Experiment, Duluth, Minnesota, pp. 221–230.
- Belleau, A., Leduc, A., Lecomte, N., Bergeron, Y., 2011. Forest succession rate and pathways on different surface deposit types in the boreal forest of northwestern Quebec. *Ecoscience* 18, 329–340.
- Bell, F.W., 1991. Critical silvics of conifer crop species and selected competitive vegetation in northwestern Ontario. COFRDA Report 33120/NWFTDU Technical Report 19. Ontario Ministry of National. Resources, Sault Ste Marie, Ontario.
- Bergeron, Y., Charron, D., 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Quebec): A dendroecological approach. *Ecoscience* 1, 173–184.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M.P., Carcaillet, C., 2010. Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data. *Int. J. Wildl. Fire* 19, 1127–1139.
- Bédard, F., Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2011. Remise en production des peuplements dégradés de peupliers faux-tremble: sénescence et lacune de régénération dans un massif de trembles au sud de Matagami. Carrefour Forêt Innovations, Québec, 4-6 octobre 2011.
- Bhatti, J.S., Foster, N.W., Hazlett, P.W., 1998. Fine root biomass and nutrient content in a black spruce peat soil with and without alder. *Can. J. Soil Sci.* 78, 163–169.
- Bordeleau, C., Morneau, L., 2003. Livrée des forêts. *Dans*: Insectes, maladies et feux dans les forêts québécoises en 2003. Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Québec, pp. 9.

- Boulet, B., Lorenzetti, F., 2013. Le guide sylvicole du Québec, Tome 1. Les Publications du Québec, Québec, 1044 pp.
- Bousquet, J., Cheliak, W.M., Lalonde, M., 1988. Allozyme variation within and among Mature Populations of speckled alder (*Alnus rugosa*) and relationships with green alder (*A. crispa*). *Am. J. Bot.* 75, 1678–1686.
- Brais, S., Harvey, B.D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A., Paré, D., 2004. Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Can. J. For. Res.* 34, 431–446.
- Brown, J.K., Debyle, N.V., 1987. Fire damage, mortality, and suckering in aspen. *Can. J. For. Res.* 17, 1100–1109.
- Brumelis, G., Carleton, T.J., 1988. The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. I. Trees and tall shrubs. *Can. J. For. Res.* 18, 1470–1478.
- Chabot, D., 2009. Analyse de la problématique inhérente au dépérissement d'un massif forestier constitué principalement de strates de peuplier sur la ceinture d'argile des Plaines de l'Abitibi - UAF 08652. Bureau du Forestier en Chef Québec, Direction du calcul des possibilités forestières, Division du Nord-Ouest, Amos, Québec, 20 pp.
- Chouinard, S., Lorenzetti, F., 2006. Aménager la forêt dans un contexte d'infestations cycliques de livrées des forêts. *Le Couvert Boréal*, Printemps 2006, 30–31.
- Churchill, G.B., John, H.H., Duncan, D.P., Hodson, A.C., 1964. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology* 45, 630–633.
- Cooke, B.J., Lorenzetti, F., 2006. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Québec, Canada. *For. Ecol. Manage.* 226, 110–121.
- Cooke, B.J., Lorenzetti, F., Roland, J., 2009. On the duration and distribution of forest tent caterpillar outbreaks in east-central Canada. *J. Entomol. Soc. Ontario* 140, 3–18.
- Crouch, G.L., 1986. Aspen regeneration in 6- to 10- year-old clearcuts in southwestern Colorado. Note RM-467. USDA Forest Service Station, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.

- Davidson, R.W., Atkins, R.C., Fry, R.D., Racey, G.D., Weingartner, D.H., 1988. A silvicultural guide for the poplar working group in Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto, Ontario, 67 pp.
- DesRochers, A., Lieffers, V.J., 2001. Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Can. J. For. Res.* 31, 1012–1018.
- Duncan, D.P., Hodson, A.C., 1958. Influence of the forest tent caterpillar upon the aspen forests of Minnesota. *For. Sci.* 4, 71–83.
- Farrar, J.L., 1996. *Les Arbres du Canada*. Service Canadien des Forêts. Fides, Ottawa, 502 pp.
- Fralish, J.S., 1972. Youth, maturity, and old age. *In: Aspen: Symposium Proceedings*. General Technical Report NC-1. USDA Forest Service Station, North Central Forest Experiment, Washington, District of Columbia, pp. 52–58.
- Fraser, E., Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2004. The effect of fire severity and salvage logging traffic on regeneration and early growth of aspen suckers in north-central Alberta. *For. Chron.* 80, 251–256.
- Frey, B.R., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., Comeau, P.G., Greenway, K.J., 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Can. J. For. Res.* 33, 1169–1179.
- Froelich, R., Hodson, A.C., Schneider, A.E., Duncan, D.P., 1955. Influence of aspen defoliation by tent caterpillar in Minnesota on the radial growth of associated balsam fir. Notes No. 45. Minnesota Forestry. St. Paul, Minnesota, 2 pp.
- Genries, A., Drobyshev, I., Bergeron, Y., 2012. Growth–climate response of Jack pine on clay soils in northeastern Canada. *Dendrochronologia* 30, 127–136.
- Gewehr, S., Drobyshev, I., Berninger, F., Bergeron, Y., 2014. Soil characteristics mediate the distribution and response of boreal trees to climatic variability. *Can. J. For. Res.* (*accepted*).
- Gradowski, T., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., Sidders, D., Volney, J., Spence, J.R., 2010. Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 383–389.



- Grondin, P., Bélanger, L., Roy, V., Noël, J., 2003. Envahissement des parterres de coupe par les feuillus de lumière (enfeuillement). *Dans: Les Enjeux de Biodiversité Relatifs à La Composition Forestière. Edité par: P. Grondin and A. Cimon.* Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier, Québec, pp. 131-174.
- Harvey, B.D., Bergeron, Y., 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19, 1458-1469.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Bergeron, Y., 1985. Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 25, 1658-1672.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Kochtubajda, B., 2002. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Can. J. For. Res.* 32, 823-832.
- Hueneke, L.F., 1987. Demography of a clonal shrub, *Alnus incana ssp. rugosa* (Betulaceae). *Am. Midl. Nat.* 117, 43-55.
- Hurd, T.M., Raynal, D.J., Schwintzer, C.R., 2001. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation of *Alnus incana ssp. rugosa* in shrub wetlands of the Adirondack Mountains, New York, USA. *Oecologia* 126, 94-103.
- Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 1998. Growth of *Populus tremuloides* in association with *Calamagrostis canadensis*. *Can. J. For. Res.* 28, 396-401.
- Laquerre, S., 2007. Analyses multi-échelles du phénomène d'enfeuillement du couvert forestier de la région de l'Abitibi. M.sc thesis, Département des Sciences Biologiques, UQAM, Montréal, Québec.
- Laquerre, S., Leduc, A., Harvey, B.D., 2009. Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Ecoscience* 16, 483-491.
- Laquerre, S., Harvey, B.D., Leduc, A., 2011. Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands. *For. Chron.* 87, 77-85.
- Lavertu, D., Mauffette, Y., Bergeron, Y., 1994. Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *J. Veg. Sci.* 5, 561-568.

- Maini, J.S., Horton, K.W., 1966. Vegetative propagation of populus spp. I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers. *Can. J. Bot.* 44, 1183–1189.
- Man, R., Rice, J.A., 2010. Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada. *For. Ecol. Manage.* 260, 1853–1860.
- McKenney, D.W., Pedlar J.H., Lawrence, K., Gray P.A., Colombo S.J., Crins W.J., 2010. Current and projected future climatic conditions for ecoregions and selected natural heritage areas in Ontario. Climate Change Research Report CCRR-16. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2011. Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Can. J. For. Res.* 41, 1606–1617.
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., Bergeron, Y., 2013. Effects of a Forest Tent Caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of Eastern Canada. *Ecoscience* 20, 182–193.
- MRNF, 2007. Méthode développée en vue de recueillir l'information nécessaire au suivi des interventions des années antérieures. Manuel d'aménagement forestier, 4ième édition. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune Direction du soutien aux opérations Faune et Forêts, Direction du soutien aux opérations Faune et Forêts, Québec, 36pp.
- Mundell, T.L., Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2007. Effects of *Corylus cornuta* stem density on root suckering and rooting depth of *Populus*. *Can. J. Bot.* 85, 1041–1045.
- Navratil, S., 1991. Regeneration challenges. *In: Aspen Management for the 21st Century. Edited by S. Navratil and P.B. Chapman.* Canadian Forest Service, Poplar Council of Canada, Edmonton, Alberta, pp. 15–27.
- Navratil, S., 1996. Sustained aspen productivity on hardwood and mixedwood sites. *in: Ecology and management of BC hardwoods Canada BC partnership Agreement. Edited by P.G. Comeau, G.J. Harper, M.E. Blache, J.O. Boateng, K.D. Thomas.* FRDA Report No. 255. British Columbia Ministry of Forestry, Richmond, British Columbia, pp. 19–37.

- Parker, W.C., Colombo, S.J., Sharma, M., 2012. An assessment of the vulnerability of forest vegetation of Ontario's Clay Belt (ecodistrict 3E-1) to climate change. Climate Change Research Report CCRR-42. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario.
- Perala, D.A., 1977. A manager's handbook for aspen in the north central states. General Technical Report NC-36. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota.
- Perala, D.A., 1990. Quaking aspen. *In: Silvics of North America, volume 2. Hardwoods. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala.* USDA Forest Service, Washington, District of Columbia, pp. 555-569.
- Peterson, E.B., Peterson, N.M., 1992. Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces, Canada. Special Report 1. Forestry Canada, Northern Forestry Centre, Edmonton, Alberta., 252 pp.
- Pollard, D.F.W., 1972. Estimating woody dry matter loss resulting from defoliation. *For. Sci.* 18, 135-138.
- Reinikainen, M., D'Amato, A.W., Fraver, S., 2012. Repeated insect outbreaks promote multi-cohort aspen mixedwood forests in northern Minnesota, USA. *For. Ecol. Manage.* 266, 148-159.
- Schier, G.A., 1973. Seasonal variation in sucker production from excised roots of *Populus tremuloides* and the role of endogenous auxin. *Can. J. For. Res.* 3, 459-461.
- Schier, G.A., 1975. Deterioration of aspen clones in the middle rocky mountains. Research Paper INT-170. USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah.
- Schier, G.A., Campbell, R.B., 1980. Variation among healthy and deteriorating aspen clones. Research Paper INT-264. USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah.
- Schier, G.A., Jones, J.R., Winokur, R.P., 1985. Vegetative regeneration. *In: Aspen: ecology and management in the western United States. Edited by N.V. DeByle and R.P. Winokur.* General Technical Report RM-119. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado, pp. 29-33.

- Sterh, F.W., Cook, E.F., 1968. A revision of the genus *Malacosoma disstria* Hübner in North America (Lepidoptera: Lasiocampidae): systematics, biology, immatures and parasites. United States Nat. Mus. Bull 276, 350 pp.
- Strong, W.L., La Roi, G.H., 1983. Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. Can. J. For. Res. 13, 1164–1173.
- Tilton, D.L., Bernard, J.M., 1975. Primary productivity and biomass distribution in an alder shrub ecosystem. Am. Midl. Nat. 94, 251–256.
- Vincent, A.B., 1964. Growth and numbers of speckler alder following logging of black spruce peatlands. For. Chron. 40, 514–518.
- Wang, G.G., 2003. Early regeneration and growth dynamics of *Populus tremuloides* suckers in relation to fire severity. Can. J. For. Res. 33, 1998–2006.
- Weber, M.G., 1990. Response of immature aspen ecosystems to cutting and burning in relation to vernal leaf-flush. For. Ecol. Manage. 31, 15–33.
- Witter, J.A., 1979. The forest tent caterpillar [*Malacosoma disstria*](Lepidoptera: Lasiocampidae) in Minnesota: A case history review. Gt. Lakes Entomol. 12, 191–197.
- Younger, P.D., Kapustka, L.A., 1983. N<sub>2</sub> (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>) ase activity by *Alnus incana* ssp. *rugosa* (Betulaceae) in the northern hardwood forest. Am. J. Bot. 70, 30–39.
- Zhang, X., Vincent L.A., Hogg W.D., Niitsoo A., 2003. Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. Atmosphere-Ocean 38, 395–429.